This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

A propos de ce livre

Ceci est une copie numérique d'un ouvrage conservé depuis des générations dans les rayonnages d'une bibliothèque avant d'être numérisé avec précaution par Google dans le cadre d'un projet visant à permettre aux internautes de découvrir l'ensemble du patrimoine littéraire mondial en ligne.

Ce livre étant relativement ancien, il n'est plus protégé par la loi sur les droits d'auteur et appartient à présent au domaine public. L'expression "appartenir au domaine public" signifie que le livre en question n'a jamais été soumis aux droits d'auteur ou que ses droits légaux sont arrivés à expiration. Les conditions requises pour qu'un livre tombe dans le domaine public peuvent varier d'un pays à l'autre. Les livres libres de droit sont autant de liens avec le passé. Ils sont les témoins de la richesse de notre histoire, de notre patrimoine culturel et de la connaissance humaine et sont trop souvent difficilement accessibles au public.

Les notes de bas de page et autres annotations en marge du texte présentes dans le volume original sont reprises dans ce fichier, comme un souvenir du long chemin parcouru par l'ouvrage depuis la maison d'édition en passant par la bibliothèque pour finalement se retrouver entre vos mains.

Consignes d'utilisation

Google est fier de travailler en partenariat avec des bibliothèques à la numérisation des ouvrages appartenant au domaine public et de les rendre ainsi accessibles à tous. Ces livres sont en effet la propriété de tous et de toutes et nous sommes tout simplement les gardiens de ce patrimoine. Il s'agit toutefois d'un projet coûteux. Par conséquent et en vue de poursuivre la diffusion de ces ressources inépuisables, nous avons pris les dispositions nécessaires afin de prévenir les éventuels abus auxquels pourraient se livrer des sites marchands tiers, notamment en instaurant des contraintes techniques relatives aux requêtes automatisées.

Nous vous demandons également de:

+ *Ne pas utiliser les fichiers à des fins commerciales* Nous avons conçu le programme Google Recherche de Livres à l'usage des particuliers. Nous vous demandons donc d'utiliser uniquement ces fichiers à des fins personnelles. Ils ne sauraient en effet être employés dans un quelconque but commercial.

+ *Ne pas procéder à des requêtes automatisées* N'envoyez aucune requête automatisée quelle qu'elle soit au système Google. Si vous effectuez des recherches concernant les logiciels de traduction, la reconnaissance optique de caractères ou tout autre domaine nécessitant de disposer d'importantes quantités de texte, n'hésitez pas à nous contacter. Nous encourageons pour la réalisation de ce type de travaux l'utilisation des ouvrages et documents appartenant au domaine public et serions heureux de vous être utile.

+ *Ne pas supprimer l'attribution* Le filigrane Google contenu dans chaque fichier est indispensable pour informer les internautes de notre projet et leur permettre d'accéder à davantage de documents par l'intermédiaire du Programme Google Recherche de Livres. Ne le supprimez en aucun cas.

+ *Rester dans la légalité* Quelle que soit l'utilisation que vous comptez faire des fichiers, n'oubliez pas qu'il est de votre responsabilité de veiller à respecter la loi. Si un ouvrage appartient au domaine public américain, n'en déduisez pas pour autant qu'il en va de même dans les autres pays. La durée légale des droits d'auteur d'un livre varie d'un pays à l'autre. Nous ne sommes donc pas en mesure de répertorier les ouvrages dont l'utilisation est autorisée et ceux dont elle ne l'est pas. Ne croyez pas que le simple fait d'afficher un livre sur Google Recherche de Livres signifie que celui-ci peut être utilisé de quelque façon que ce soit dans le monde entier. La condamnation à laquelle vous vous exposeriez en cas de violation des droits d'auteur peut être sévère.

À propos du service Google Recherche de Livres

En favorisant la recherche et l'accès à un nombre croissant de livres disponibles dans de nombreuses langues, dont le français, Google souhaite contribuer à promouvoir la diversité culturelle grâce à Google Recherche de Livres. En effet, le Programme Google Recherche de Livres permet aux internautes de découvrir le patrimoine littéraire mondial, tout en aidant les auteurs et les éditeurs à élargir leur public. Vous pouvez effectuer des recherches en ligne dans le texte intégral de cet ouvrage à l'adresse `http://books.google.com`

BOSTON
MEDICAL LIBRARY
8 THE FENWAY

BOSTON
MEDICAL LIBRARY
8 THE FENWAY

Respectueux hommage

Ed Laguesse

REVUE GÉNÉRALE D'HISTOLOGIE

REVUE GÉNÉRALE
D'HISTOLOGIE

Comprenant l'exposé successif des principales questions d'anatomie générale, de structure, de cytologie, d'histogenèse, d'histophysiologie et de technique histologique.

20738

PUBLIÉE PAR LES SOINS DE

J. RENAUT
Professeur d'Anatomie générale
à la Faculté de Médecine de Lyon,
Membre associé de l'Académie de Médecine.

Cl. REGAUD
Professeur agrégé
Chef des travaux pratiques d'Histologie
à la Faculté de Médecine de Lyon.

Avec la collaboration de savants français et étrangers.

TOME I

PAR MM.

M. FAVRE E. LAGUESSE CL. REGAUD
J. RENAUT A. RUFFINI

LYON-PARIS
A. STORCK & Cie, IMPRIMEURS-ÉDITEURS
—
1904-1905

BOSTON MEDICAL
JUL 17 1922
LIBRARY

CATALOGUED
JUL 17 1922
M. E. C.

PRÉFACE

En créant la Revue générale d'Histologie, nous avons pour but de fournir aux biologistes un instrument de documentation nouveau.

Très nombreux, en effet, sont parmi les travailleurs s'occupant des diverses *sciences de la vie*, ceux qu'intéressent les questions d'histologie qui seront successivement traitées ici.

Laissant les mémoires originaux aux nombreux recueils déjà existants, nous ne ferons paraître, comme l'indique le titre que nous avons choisi, que des *revues générales*. Elles se succéderont non dans un ordre alphabétique ni méthodique, mais d'après celui de maturité et d'actualité qui met, à un moment donné, chacune d'elles à l'ordre du jour. La raison de cette façon de procéder doit d'abord être expliquée.

Dans notre science, il est des questions qui varient peu ou lentement : il est donc loisible de se mettre au courant de chacune d'elles, en consultant les traités, quitte à compléter la lecture de ceux-ci par un recours à quelques mémoires spéciaux. C'est là déjà un travail, et qui parfois même n'est pas aussi simple qu'il le semblerait de prime abord. Il est d'autres questions encore à l'étude, et dont l'énoncé ne figure parfois même pas dans les ouvrages les plus récents. Par contre, elles ont été sou-

vent l'objet de nombreuses recherches, exposées en des mémoires originaux disséminés dans des périodiques de spécialité et de langue différentes. Les éléments de pareilles questions restent donc en apparence à l'état de membres épars, tandis que pourtant celles-ci ont déjà pris virtuellement corps et pourraient avec avantage être exposées dans leur ensemble. Mais on ne peut cependant en prendre idée que par un travail bibliographique d'autant plus laborieux que la plupart du temps il exige un véritable polyglottisme. Ce travail, si l'on veut le faire consciencieusement, prend un temps qui serait mieux employé à des travaux de laboratoire. D'autre part, il oblige à faire soi-même la recherche des faits, leur critique ensuite, leur comparaison enfin, avec les faits similaires ou en apparence contradictoires. Pour cela, il faut avoir tout lu, tout compris et tout bien jugé : ceci avant de faire une leçon ou de pousser en avant une recherche personnelle.

Il résulte de là que même un histologiste de profession, sous peine de se borner à n'être plus qu'un simple érudit de sa science, doit se résigner à restreindre sa documentation parfaite à l'objet particulier de ses propres études. S'il veut faire autrement, son champ de recherche se rétrécit du même pas que s'élargit son érudition scientifique ; et, faute de temps, il n'arrive plus à défricher, cela même péniblement, qu'un tout petit champ d'investigation. Si donc cet histologiste est en même temps un professeur — et c'est le cas le plus ordinaire — de deux choses l'une : ou bien il fera des recherches originales intéressantes, mais ne donnera à ses élèves qu'un enseignement incomplet ou attardé, ou bien il deviendra vulgarisateur pur et simple, et à cette œuvre assez inférieure il prendra encore grand'peine.

Que dire maintenant de la difficulté qu'éprouvent, pour se plus simplement et fût-ce épisodiquement documenter,

les physiologistes, les microbiologistes, les anatomo-pathologistes et les médecins ? A vrai dire, il ne s'agit, pour cette catégorie de biologistes, que d'applications de la science histologique à la leur propre. Mais rien n'est plus difficile, ni non plus davantage délicat, que l'appréciation d'un fait emprunté à une science en vue de son application à une science connexe. Car pour que l'application vaille, il faut que la conception ou le fait appliqué soit également juste. Si, pour trouver la notion convenable ou le fait certain, en vue de telles applications et pour chacune d'elles, il faut faire et répéter constamment le travail bibliographique et critique dont tout à l'heure nous montrions et la nécessité en histologie pure, et la difficulté, nos confrères des sciences voisines seront tentés de trouver trop lourde cette tâche, ajoutée à leur propre travail bibliographique spécial. Il en résultera que le plus souvent ils se borneront à consulter un ou deux traités classiques d'histologie. Ils s'y fourniront, le plus souvent, de données plus ou moins exactes et parfois même périmées, pour en faire le point de départ de leurs applications. De la sorte, ils rendront celles-ci fausses et manqueront, au grand détriment de leur science et de la nôtre, le but qu'ils avaient poursuivi et pensé atteindre.

Il faut le reconnaître : si complet qu'il paraisse, tout traité d'histologie offre des lacunes ; si récent soit-il, il n'est jamais de tout point au courant. Qu'il affecte la forme dogmatique, celle d'un recueil de monographies se succédant par ordre logique ou bien celle d'un dictionnaire, il n'aura chance d'être entièrement complet et actuel que dans les articles derniers venus. Notre science est très active, très vivante et par suite assez mouvante. La solution d'un problème y change parfois inopinément et totalement la face d'une question. Les traités d'histologie de l'avenir devront par suite, pensons-nous, demeurer *élé-*

mentaires, destinés aux seuls commençants. Ils ne prétendront plus à être *documentaires* pour les travailleurs actifs, poussant plus loin toujours l'investigation dans le domaine de notre science propre, ou cherchant en celle-ci des éléments d'application aux sciences biologiques qui lui sont connexes. Pour atteindre ce double but, il fallait donc trouver un moyen de documentation nouveau (1).

La *Revue générale d'Histologie* sera ce moyen, nous l'espérons du moins. Chacun de ses fascicules, dont le rédacteur sera dans chaque cas un savant particulièrement compétent, réalisera la mise au point aussi parfaite que possible d'une seule et unique question d'histologie. Cette question y sera saisie, pour ainsi dire, à son état de maturité motivant l'exposé utile de son ensemble ; en tout cas, elle viendra à son heure d'actualité. Elle formera individuellement un tout, et réalisera une monographie illustrée et documentée d'une façon aussi complète que possible au point de vue bibliographique.

Chacun pourra s'y instruire du sujet, des variations que les conceptions successsives des histologistes lui ont fait subir, de ce qu'il y a en lui de certain et de ce qui demeure discutable, de son état actuel enfin, tel qu'il ressort de l'accord ou du discord des savants et du jugement critique de l'auteur. Il suffira pour cela d'une lecture cursive.

Et de tels fascicules ne tarderont pas à constituer une collection de monographies histologiques n'ayant de similaire nulle part.

(1) L'excellent recueil publié sous la direction de MERKEL et de BONNET, *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, embrassant l'ensemble des sciences anatomiques, ne consacre aux questions d'histologie qu'une place restreinte. Le plan des articles est presque toujours conçu d'une manière très différente de celui que nous avons adopté pour les fascicules de la *Revue générale d'Histologie*. Aussi pensons-nous que les deux publications sont destinées à rendre aux biologistes des services d'un ordre différent.

Dès lors que par le mouvement même de la science une question déjà traitée aura subi de suffisantes variations, elle sera remise au point et deviendra le sujet d'un nouveau fascicule, complémentaire ou correcteur du premier. Ainsi de suite indéfiniment : puisque indéfiniment dans une science vivante de nouvelles questions se soulèvent, ou changent de face, ou encore de nouveaux problèmes se posent.

Pour réaliser une telle conception, l'union de toutes les bonnes volontés et de toutes les compétences particulières est indispensable. Les directeurs de la *Revue* ont assumé une tâche lourde. Sur le seuil même de cette publication, ils offrent leur cordial remerciement aux savants histologistes qui ont accepté d'y collaborer, et qui lui assurent ainsi l'existence. En même temps, ils adressent un salut d'appel aux collaborateurs de l'avenir ; à ceux qui, cultivant l'histologie et trouvant l'œuvre bonne, en deviendront les ouvriers des heures qui suivront. Nous avons été uniquement guidés ici par une pensée de haute solidarité scientifique, et nullement par une préoccupation d'École. Nous tentons simplement d'aplanir ce chemin, jusqu'ici très rude et qui s'encombre davantage à mesure qu'il monte et se poursuit, de l'instruction histologique documentaire. Si nous y réussissons, comme c'est notre ferme espoir, nous nous regarderons comme amplement payés de nos peines.

J. Renaut, Cl. Regaud.

Lyon, 8 mai 1904.

REVUE GÉNÉRALE
D'HISTOLOGIE

Comprenant l'exposé successif des principales questions d'anatomie générale, de structure, de cytologie, d'histogenèse, d'histophysiologie et de technique histologique.

PUBLIÉE PAR LES SOINS DE

J. RENAUT
Professeur d'Anatomie générale
à la Faculté de Médecine de Lyon,
Membre associé de l'Académie de Médecine.

Cl. REGAUD
Professeur agrégé,
Chef des travaux pratiques d'Histologie
à la Faculté de Médecine de Lyon.

Avec la collaboration de savants français et étrangers.

TOME I, FASCICULE 1

CL. REGAUD et M. FAVRE

LES TERMINAISONS NERVEUSES ET LES ORGANES NERVEUX SENSITIFS DE L'APPAREIL LOCOMOTEUR

(Dispositifs nerveux kinesthésiques).

PREMIÈRE PARTIE

A. STORCK & Cie, IMPRIMEURS-ÉDITEURS, LYON
PARIS, 16, rue de Condé, près l'Odéon

1904

Prix du Fasc. 1. — 7 fr.

FASCICULE 1

LES TERMINAISONS NERVEUSES
ET LES
ORGANES NERVEUX SENSITIFS
DE L'APPAREIL LOCOMOTEUR

(Dispositifs nerveux kinesthésiques)

PREMIÈRE PARTIE

Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs des muscles striés squelettaux.

PAR

Cl. REGAUD
Professeur agrégé
Chef des travaux pratiques
d'Histologie

M. FAVRE
Moniteur des travaux pratiques
au Laboratoire
d'Histologie

de la Faculté de Médecine de Lyon

(Avec 34 figures dans le texte)

Juin 1904.

BOSTON MEDICAL
JUL 17 1922
LIBRARY

INTRODUCTION

Les organes dont se compose l'appareil locomoteur (muscles, aponévroses et tendons, os et cartilages, ligaments et articulations) sont le siège de sensations diverses, reçues par des dispositifs nerveux terminaux qui leur appartiennent en propre. De ces sensations, les unes sont communes, d'autres sont plus ou moins spécifiques.

Sensations reçues par l'appareil locomoteur.

Parmi les *sensations communes*, il faut ranger les *sensations douloureuses*. La plupart des tissus entrant dans la constitution des organes locomoteurs peuvent en devenir le siège. Les muscles sont douloureux par exemple dans la myosite aiguë, le tétanos, la trichinose; les tendons, les ligaments et les tissus articulaires, dans le rhumatisme, l'entorse; les os, dans les fractures, l'ostéomyélite aiguë, etc.

Sensations communes.

Les *sensations de pression :* musculaires, tendineuses, ostéo-articulaires, qui sont parfois difficiles à distinguer nettement de celles de la peau chez les sujets normaux, deviennent évidentes chez ceux qui ont de l'anesthésie tégumentaire. Ce sont là encore des sensations communes.

D'autres sensations ont une certaine spécificité et ne peuvent pas être confondues avec les sensations tégumentaires : telle est la *sensation de fatigue*, résultant du fonctionnement excessif des muscles et des articulations, ou survenant, sans mouvements excessifs préalables, au début de la plupart des maladies infectieuses ; telle est encore la *sensation électromusculaire* de Duchenne.

Sensations spécifiques.

Il est enfin dans les organes locomoteurs des sensations hautement spécifiques : ce sont celles qui nous donnent à chaque instant la conscience de nos attitudes et de nos mouvements. Lorsque nos membres sont au repos complet, nous connaissons la position qu'ils occupent dans l'espace, abstraction faite du souvenir des mouvements

Sensations cinesthésiques.

antérieurs et de l'intervention du sens de la vue ; mais alors peut-être sommes-nous redevables de cette notion de position principalement aux sensations tégumentaires. Au contraire, les sensations profondes, musculotendineuses et articulaires, interviennent d'une manière prépondérante dans les mouvements passifs et surtout dans les mouvements actifs. Dès que les muscles se contractent, soit qu'il n'en résulte aucun déplacement (dans les cas d'équilibre des muscles antagonistes ou d'obstacle au mouvement), soit que la contraction produise un mouvement apparent, ces sensations immédiatement produites traduisent avec précision le degré de contraction des muscles, et nous permettent d'évaluer soit une résistance, soit un poids, soit l'amplitude d'un déplacement, etc. C'est encore en grande partie grâce à des impressions du même ordre, inconscientes ou subconscientes, que nous pouvons approprier nos mouvements au résultat que nous voulons atteindre. On connaît depuis longtemps ces sensations spécifiques sous le nom de *sens musculaire*. Ce terme usuel serait excellent si l'on s'en servait seulement pour désigner la part qui revient aux muscles dans l'ensemble des sensations provoquées par le mouvement; et de fait cette part est absolument prépondérante. Mais des sensations d'origine tendineuse et articulaire se joignent toujours aux précédentes, et la distinction de ces deux ordres principaux de sensations est loin d'être facile. Quand on veut grouper dans une conception d'ensemble, d'une part tous les dispositifs nerveux distribués dans l'appareil locomoteur, et d'autre part, les sensations complexes reçues par ces dispositifs, il est préférable d'employer les termes plus compréhensifs de *dispositifs nerveux* et de *sensations cinesthésiques*.

L'objet de cette revue est précisément de rassembler les connaissances actuellement acquises sur la morphologie et l'histophysiologie des dispositifs nerveux cinesthésiques ; mais avant d'entrer dans le vif de notre sujet, il nous paraît utile, non pas de faire l'analyse psychophysiologique des sensations cinesthésiques (1), mais de rappeler brièvement les caractères généraux de ces sensations et les opinions qui ont été émises au sujet de leur origine. Ainsi mis au courant des principales difficultés et des questions litigieuses de physiologie se rapportant aux dispositifs morphologiques qu'il s'agit de décrire, le lecteur s'intéressera davantage à cette description.

(1) Ce travail a été fait, d'une manière aussi satisfaisante que le permet l'extrême difficulté du sujet, par V. Henri, en 1899 (Revue générale sur le sens musculaire, l'*Année psychologique*, vol. V, p. 394-557); nous prions le lecteur de s'y reporter.

Les sensations cinesthésiques possèdent des caractères généraux qui expliquent les opinions contradictoires soutenues à propos de leur nature.

Caractères généraux des sensations cinesthésiques.

I. — Ces sensations, comme nous l'avons déjà fait remarquer, ont leur origine dans des organes d'espèce différente : muscles, tendons, tissus articulaires, etc. Nonobstant cette diversité d'origine, nous les localisons très imparfaitement. Par exemple, dans l'acte de soulever un poids et d'apprécier sa grandeur, nous distinguons mal, même en y prêtant attention, la part qui revient aux sensations articulaires et musculotendineuses. Dans l'exécution d'un mouvement un peu complexe, mettant en jeu une grande partie des muscles du membre supérieur, nous sentons la contraction musculaire ; mais il faut une grande attention pour discerner la part des divers groupes de muscles, et nous sommes à peu près incapables de localiser la contraction des divers muscles d'un même groupe.

Localisation imparfaite.

II. — L'insuffisance dans la localisation des sensations cinesthésiques est intimement liée à leur caractère inconscient ou subconscient. Dans la vie courante, et à défaut d'une attention spécialement dirigée sur cet ordre de phénomènes, nous n'avons qu'une notion obscure de la contraction des muscles et du jeu des articulations. Les expériences physiologiques et l'observation des malades (par exemple des ataxiques) démontrent avec évidence que la perte de la sensibilité musculaire trouble profondément la coordination des mouvements. Or, à l'état normal, les sensations musculaires, dans l'accomplissement d'un mouvement complexe coordonné, tel que la marche, demeurent presque totalement inconscientes.

Sensations subconscientes ou inconscientes.

III. — Non seulement les sensations cinesthésiques sont mal localisées et peu conscientes, mais encore, dans la vie courante, nous détournons d'elles notre attention pour la reporter aussi exclusivement que possible sur les représentations psychiques sensitivo-motrices évoquées par elles, et qui sont la résultante complexe de nos mouvements.

Sensations masquées par des images sensitivo-motrices.

L'effacement des sensations primaires au profit des représentations psychiques secondaires est commun à tous les sens et résulte de leur éducation ; il est particulièrement complet pour les sensations cinesthésiques.

Par exemple, dans l'acte d'écrire nécessitant des mouvements si

parfaitement coordonnés et appropriés, et qui ne peuvent l'être que grâce à une sensibilité musculaire exquise, nous perdons de vue, autant que possible, les sensations primaires qui gêneraient les images psychiques évoquées par l'écriture.

Sensations étrangères adjuvantes: cutanées, visuelles, etc.

IV. — A l'état normal, les sensations cinesthésiques ne sont jamais pures. Elles sont toujours mélangées de sensations cutanées; très fréquemment, elles sont contrôlées, aidées ou suppléées par des sensations visuelles et labyrinthiques; les sensations auditives elles-mêmes ne leur sont pas étrangères.

Les sensations cutanées accompagnent nécessairement tout mouvement, actif ou passif, parce que la peau est anatomiquement solidaire de l'appareil locomoteur, qu'elle recouvre. La dissociation entre les sensations cutanées et les sensations cinesthésiques proprement dites est très difficile, parfois impossible à l'état normal. Par l'expérimentation et surtout par l'étude des perturbations pathologiques, on la fait au contraire facilement.

La participation des sensations visuelles à la coordination des mouvements est bien connue. La vue contrôle les sensations cinesthésiques et peut même les suppléer lorsqu'elles sont abolies : on sait qu'il suffit d'ordonner à un ataxique de fermer les yeux, lorsqu'il se tient debout sans appui, pour le voir immédiatement chanceler.

Sens central d'innervation.

V. — Enfin tous les mouvements actifs volontaires, qui mettent en jeu la sensibilité cinesthésique, sont immédiatement précédés d'un effort de volonté, véritable « sens central d'innervation ». Ce phénomène purement psychique intervient évidemment dans la connaissance que nous avons de nos mouvements, et une analyse minutieuse est indispensable pour le dégager des sensations d'origine périphérique.

Théories diverses relatives à l'origine des sensations cinesthésiques.

Les particularités précédentes ont contribué chacune pour une part notable à faire naître des explications fort contradictoires des sensations cinesthésiques.

A une époque où l'on ne savait rien sur les nerfs sensibles de l'appareil locomoteur, il pouvait paraître légitime de lui dénier toute sensibilité sensorielle. On attribuait alors les sensations cinesthésiques aux téguments ou à la conscience centrale d'innervation (Bain, Schiff, Wundt, Trousseau, etc.). La découverte des terminaisons encapsulées du périoste, des ligaments et des tissus articulaires (Rauber, 1865) fit naître la théorie articulaire. La découverte des réflexes tendineux (Charcot et Vulpian, 1862, trépidation épileptoïde du

pied ; — Erb, Westphal, 1875, réflexe du tendon rotulien) et celle des terminaisons nerveuses dans les tendons (Sachs, Rollett, 1875, — Golgi, 1878-1880) firent attribuer à ces organes une partie des sensations musculaires. Longtemps avant qu'on eût la moindre notion anatomique sur les nerfs sensibles des muscles (Kœlliker, 1850, 1862, — Reichert, 1851), la théorie musculaire des sensations cinesthésiques avait été fondée, sur l'expérimentation et l'observation des malades, par Ch. Bell (1822-1830, théorie du circuit nerveux neuro-musculaire). Actuellement, les psychologues et les physiologistes sont généralement éclectiques, parce qu'on sait discerner avec une précision plus grande la part des divers organes locomoteurs et des téguments dans la réception des sensations relatives au mouvement.

Autonomie du sens cinesthésique, par rapport au sens tactile.

L'autonomie des sensations cinesthésiques est cependant loin d'être communément acceptée. C'est ainsi que Morat et Doyon, dans leur excellent *Traité de physiologie*, les font rentrer dans le groupe des sensations tactiles. Cette manière de voir trouve des arguments dans l'analogie très grande de certaines sensations cutanées avec certaines sensations profondes (sensations de pression), et dans l'existence de dispositifs nerveux communs aux téguments et aux organes locomoteurs (par exemple, les corpuscules du type pacinien, qu'on trouve dans le derme, l'hypoderme, les muscles, les tendons, les ligaments, les tissus articulaires, le périoste, au voisinage des nerfs, etc.). Mais, par contre, il y a des dispositifs nerveux hautement différenciés, qui sont étroitement spécialisés soit dans la peau (corpuscules de Meissner), soit dans les organes moteurs (organes musculotendineux, fuseaux neuromusculaires). De même, il y a des sensations tactiles qui n'ont rien de commun avec les sensations musculaires. La connaissance plus approfondie des sensations spécifiques musculotendineuses et de leurs organes nerveux réceptifs oblige à rejeter leur groupement avec les sensations tégumentaires sous l'étiquette commune de « sens tactile ». D'autre part, il paraît légitime de faire une place à part, parmi les sensations et les dispositifs nerveux cinesthésiques, aux sensations et aux dispositifs supérieurs musculotendineux, en leur conservant l'ancienne dénomination de « sens musculaire ».

Sens musculaire ou cinesthésique supérieur.

Importance des documents anatomiques pour l'étude du sens cinesthésique.

Les sources auxquelles ont été puisés les documents relatifs aux sensations cinesthésiques, — documents extrêmement nombreux et rassemblés actuellement en un désordre chaotique, — sont principalement : l'introspection, c'est-à-dire l'observation subjective, — l'observation psycho-physiologique objective, — l'expérimentation

sur les animaux, l'étude des malades présentant de la dissociation des sensibilités. Les données anatomiques et histophysiologiques, pourtant d'importance capitale, ont été, dans la question qui nous occupe, beaucoup trop négligées ; ou plutôt elles ne parviennent à la connaissance des psychologues et des physiologistes qu'après un retard considérable. Les organes musculotendineux, découverts il y a près de vingt-cinq ans par Golgi, ne sont connus de beaucoup de physiologistes que depuis peu. Les fuseaux neuromusculaires, organes hautement différenciés de la sensibilité musculaire sensorielle, dont la fonction véritable, indiquée dès 1888 par Kerschner et Ramon y Cajal, a été rigoureusement démontrée par les recherches physiologiques de Sherrington (1894), sont encore complètement méconnus.

L'anatomiste, dont la fonction consiste avant tout à décrire des formes et des structures, ne saurait être tenu de disserter sur la physiologie des objets dont il s'occupe. Le physiologiste au contraire est obligé de s'appuyer constamment sur les données anatomiques ; il importe beaucoup au progrès de ses recherches qu'il puisse être mis au courant des dernières découvertes morphologiques. Bien des dissertations psychophysiologiques apparaîtront vaines, à la lumière des faits histologiques que nous allons maintenant exposer.

Dans la première partie de notre travail, nous nous limiterons aux nerfs et aux dispositifs nerveux terminaux sensitifs des muscles striés volontaires, c'est à dire des agents actifs du mouvement.

CHAPITRE PREMIER

LES NERFS SENSITIFS DES MUSCLES ET LEURS DISPOSITIFS TERMINAUX, EN GÉNÉRAL

§ 1. — Historique sommaire de nos connaissances.

Dans la question qui nous occupe, comme dans bien d'autres, des notions communes et élémentaires de physiologie ont précédé de beaucoup les acquisitions anatomiques.

Les premières notions histologiques sur les nerfs centripètes musculaires sont dues à Kœlliker (1850) et à Reichert (1851).

Fibres nerveuses centripètes des muscles.

Le premier de ces auteurs vit dans le muscle omo-hyoïdien de l'Homme des fibres nerveuses qu'il considéra comme sensitives.

Les observations du second furent faites sur le muscle peaucier thoracique de la Grenouille; elles furent complétées et confirmées, sur le même objet d'étude, par Kœlliker (1862). La signification sensitive des fibres nerveuses étudiées par ces deux auteurs (puis par Odenius, 1872) résultait de considérations purement morphologiques. Sachs (1874), par des expériences histophysiologiques faites aussi sur la Grenouille, transforma cette hypothèse en une réalité définitive. Il montra, en effet, au moyen de la méthode des dégénérescences wallériennes, que les fibres nerveuses en question ont leurs cellules d'origine dans les ganglions spinaux et qu'elles conduisent des impressions centripètes. En ce qui concerne les Mammifères, la même démonstration rigoureuse ne fut donnée que vingt ans plus tard, par Sherrington (1894).

Dispositifs terminaux sensitifs. Corpuscules paciniformes.

Les premiers dispositifs terminaux sensitifs trouvés dans les muscles sont les corpuscules paciniformes, rencontrés chez les Mammifères (Herbst, 1849; W. Krause, 1861; Rauber, 1865, etc.) et chez

les Oiseaux (Rauber, 1882). Quant aux nerfs sensitifs vus dans les muscles de la Grenouille, ils se terminaient — ou, plus exactement, prenaient leur origine — soit par des extrémités libres dans le tissu conjonctif (Kœlliker, 1862), soit au contact des fibres musculaires (Odenius, 1872, surtout Sachs, 1874), soit exclusivement dans les aponévroses (Tschiriew, 1879) : opinions qui ne renferment chacune qu'une part de vérité.

Terminaisons libres.

Terminaisons sensitives dans les tendons.

La découverte des terminaisons nerveuses sensitives dans les tendons (Sachs, 1875 ; Rollett, plaques tendineuses, 1876, et surtout Golgi, organes musculotendineux, 1878) parut indiquer que la plupart ou même la totalité des nerfs sensitifs contenus dans les muscles se rendent au tissu fibreux des tendons et des aponévroses.

Fuseaux neuromusculaires.

Mais en 1888, indépendamment l'un de l'autre, Kerschner et Ramon y Cajal, s'appuyant sur de puissantes raisons morphologiques, émirent l'opinion que les fuseaux musculaires sont des organes sensitifs. Ces organes, — entrevus par Weismann (1861), découverts par Kœlliker (1862) chez la Grenouille, très bien étudiés par Kühne (1863) chez cet animal, ainsi que chez les Reptiles et les Mammifères, — étaient restés très discutés quant à leur signification physiologique, malgré les travaux nombreux dont ils avaient été l'objet. L'opinion de Kerschner fut pleinement justifiée par les travaux ultérieurs et notamment par les observations anatomopathologiques de Forster (1894) et les expériences histo physiologiques de Sherrington (1894). On doit considérer, aujourd'hui, les fuseaux musculaires comme les principaux organes de la sensibilité des muscles : les organes de Golgi, placés à la limite du muscle et du tendon, faisant anatomiquement partie de ce dernier.

Dispositifs sensitifs divers.

Les fuseaux musculaires ne sont pas le seul dispositif sensitif terminal des muscles. Ils n'existent pas chez les Poissons et chez les Amphibiens urodèles. Chez ces animaux, il existe d'autres formes encore peu connues de terminaisons sensitives musculaires : *paniers* et *réticelles* de Giacomini (1898) des Poissons et des Urodèles, *pinceaux* de Poloumordwinoff (1898) des Sélaciens. Chez les Vertébrés supérieurs eux-mêmes, diverses formes de terminaisons nerveuses sensitives, distinctes des fuseaux, ont été décrites : terminaisons en grappes ou ombelliformes (Bremer, 1882), terminaisons spéciales aux muscles oculaires (Sherrington, 1898 ; Huber, 1899, etc.), plaques nerveuses interstitielles des muscles (Dogiel, 1901), etc.

Tel est, envisagé dans ses grandes lignes, le développement historique de nos connaissances histologiques relatives aux nerfs

sensitifs des muscles. Cette question est actuellement bien loin d'être épuisée. A côté des faits importants qui sont définitivement acquis, quelques-uns sont encore discutés; et un bien plus grand nombre d'autres seront le bénéfice des recherches futures.

§ II. — Trajet intramusculaire des fibres nerveuses centripètes.

Le trajet intramusculaire des fibres nerveuses issues des dispositifs terminaux est connu principalement chez la Grenouille et chez les Mammifères. A cette question se rattache étroitement celle de la démonstration de l'existence de fibres nerveuses centripètes dans les muscles. Aussi devons-nous la traiter tout d'abord.

***

Il y a, chez la Grenouille, un muscle extrêmement mince et plat, qui se prête très facilement aux investigations microscopiques, c'est le *peaucier thoracique*. Reichert (1851) en fit connaître l'innervation, et y décrivit certaines fibres nerveuses, qu'il considéra comme sensibles. Le même objet d'étude servit à Kœlliker (1862), puis à Odenius (1872), Sachs (1874), Tschiriew (1879) et Mays (1884). Sauf en ce qui concerne le mode de terminaison des fibres nerveuses sensibles, tous ces auteurs sont à peu près d'accord sur leurs caractères et leur trajet. Mays a, de plus, constaté que la même description générale est applicable à d'autres muscles du même animal : couturier, cutané dorsal, cutané fémoral, etc. Nous prendrons donc comme exemple le muscle peaucier thoracique.

Caractères et trajet des fibres nerveuses sensibles dans le peaucier thoracique de la Grenouille.

Ce muscle, de forme quadrilatère, s'insère sur le sternum et se dirige obliquement d'arrière en avant et de dedans en dehors, pour se fixer à la peau. Le nerf qui s'y distribue l'aborde par son bord externe, et se ramifie sur sa face profonde. Parmi les huit à douze fibres à myéline qui constituent ce nerf, il en est une ou deux qui se distinguent des autres par un mode de distribution particulier (*fig. 1*). Elles se divisent et se subdivisent dichotomiquement dans le tronc du petit nerf et de ses branches ; mais, au lieu de se terminer directement, comme leurs voisines, sur les fibres musculaires, en donnant des buissons de Kühne, elles traversent pour la plupart le muscle. Arrivées sur sa face cutanée, elles cheminent isolément, parcourant de grands trajets, même en dehors des zones d'innervation motrice. Ces fibres nerveuses

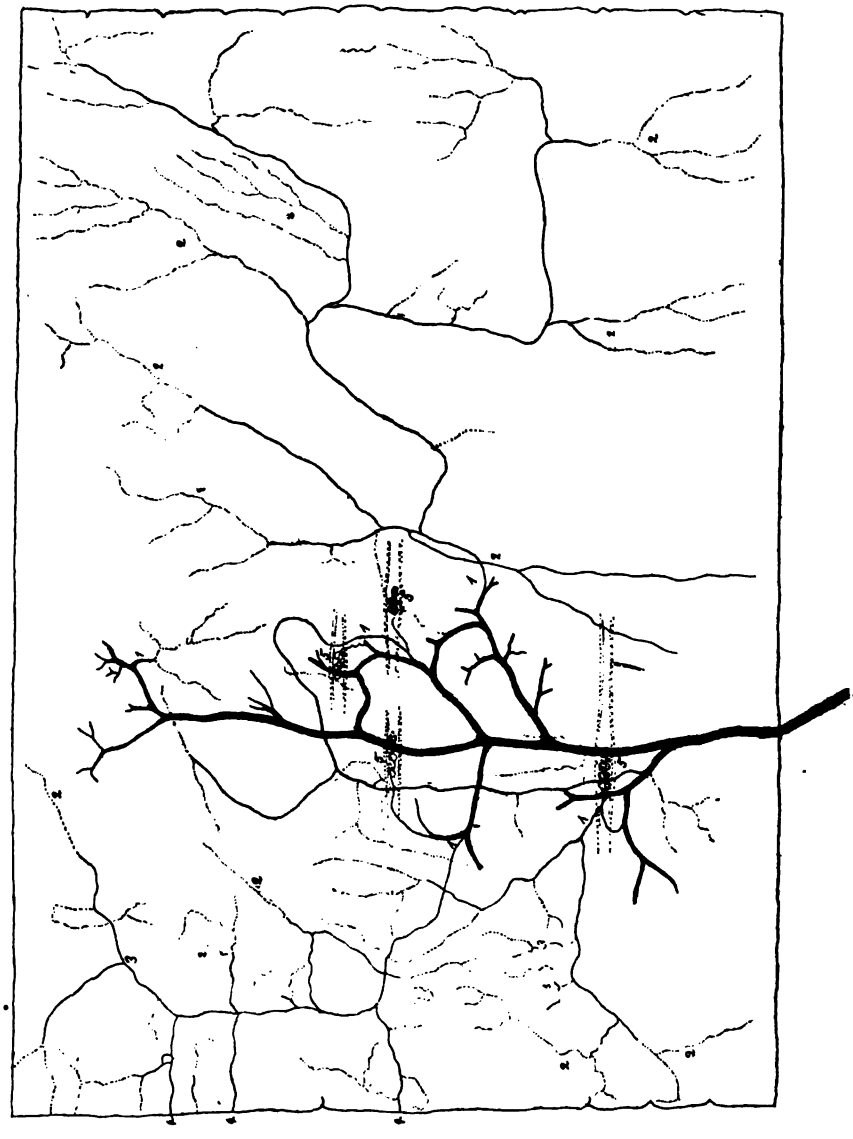


Fig. 1. — Distribution des nerfs sensitifs dans le muscle peaucier thoracique de la Grenouille.

Les principales ramifications motrices sont seules indiquées. Les fibres musculaires ne sont pas dessinées, mais seulement le contour quadrilatère du muscle. — *1, 1,...* cinq fibres nerveuses sensibles; *2, 2,...* leurs filaments amyéliniques terminaux; *3, 3,...* filaments nerveux sensibles qui gagnent la face profonde du muscle, opposée à la peau; *4, 4,* fibres sensibles qui dépassent le bord inférieur du muscle; *5, 5, ..* cinq « nervenknospen » ou fuseaux neuromusculaires. Gr. = environ 16 d. D'après Kœlliker (1862-a).

isolées possèdent une gaine de myéline et sont de petit calibre. Elles fournissent des ramifications amyéliniques latérales (se détachant au niveau des étranglements annulaires de Ranvier), et terminales. Ces ramifications, qu'on peut suivre lorsque le muscle a été traité par l'acide acétique à 1 p. 100, se terminent principalement (Kœlliker, 1862) [exclusivement même (Tschiriew, 1879)] dans le tissu conjonctif qui recouvre le muscle, peut-être aussi dans le tissu conjonctif interstitiel et à la surface des fibres musculaires (Odenius, 1872 ; Sachs, 1874). Quoi qu'il en soit de ces divergences, qui ne portent que sur le mode de terminaison, il est certain que ces fibres nerveuses sont bien distinctes des fibres motrices. Quelques-unes de leurs branches myéliniques dépassent même le bord du muscle (*fig. 1, 4*) et vont se terminer en dehors de lui (Reichert).

Parfois la fibre nerveuse souche, d'où proviennent toutes ces ramifications, au lieu d'être contenue dans le troncule moteur, arrive au muscle séparément (Kœlliker, 1862).

Fuseaux neuro-musculaires du même muscle.

Le même muscle contient toujours de deux à cinq fuseaux neuro-musculaires (*fig. 1*, 5), et c'est même dans cet objet d'étude que Kœlliker (1862) les a découverts. Le renflement de chaque fuseau est abordé par une fibre nerveuse à myéline très grosse, à étranglements annulaires rapprochés, et entourée d'une gaine de Henle large. Ces fibres des fuseaux rejoignent, par un trajet rectiligne ou arqué, mais généralement court, le troncule nerveux le plus voisin, cheminant souvent (Mays, 1884) avec les fibres nerveuses centripètes fines. Nous savons aujourd'hui que les fuseaux musculaires sont des organes sensitifs, et que les grosses fibres à myéline qui abordent leur renflement sont centripètes.

Expériences de Sachs.

Reichert, Kœlliker et Odenius admirent, par exclusion, que les fibres fines à trajet particulier ne peuvent être que sensitives : Sachs donna la démonstration du fait, par les expériences suivantes.

I. — On exagère préalablement la sensibilité d'une grenouille par une injection sous-cutanée de strychnine ou de picrotoxine, de manière que les effets des excitations soient ainsi rendus plus évidents. L'animal est fixé sur une planchette de liège ; on enlève la peau d'une cuisse ; le nerf du muscle couturier est isolé et sectionné. On excite ensuite le bout central de ce nerf, et l'on voit se produire des contractions musculaires d'ensemble plus ou moins généralisées. Donc le nerf musculaire contient des fibres centripètes.

Si, laissant le nerf intact, on sectionne le muscle couturier à ses

deux extrémités, et qu'on le sépare par dissection de tous les organes ambiants, l'excitation électrique d'un point quelconque du muscle produit des contractions plus ou moins généralisées. Il en est de même si on dépose une goutte d'ammoniaque caustique sur l'une des extrémités coupées du muscle : il se produit d'abord une onde de contraction dans le couturier, puis des contractions généralisées. Ces

Fig. 2. — Fibres nerveuses sensitives du muscle couturier (gauche) d'une grenouille, 52 jours après la section des racines antérieures du nerf sciatique.

Le muscle est vu par sa face profonde, sur toute sa largeur et sur 1/6 environ de sa longueur. Le tronc nerveux pénètre par le bord médial du muscle. Les fibres motrices sont complètement dégénérées, granuleuses et opaques (elles sont représentées par un pointillé uniforme). Les fibres sensitives sont conservées. Les fibres musculaires sont representées par des lignes pointillées qui marquent leurs limites.

S_1, S_2, S_3, S_4, fibres nerveuses sensibles saines provenant de deux fibres souches *S I*, *S II*. Ces dernières cheminent parmi les fibres motrices dégénérées, çà et là cachées par elles, puis émergeant de nouveau plus loin; *m*, troncules moteurs ; *Sx*, *Sx*, fibres sensibles dépassant les bords du muscle.

Gr. = environ 35 d. D'après Sachs (1874).

expériences mettent hors de cause la sensibilité de la peau, des articulations et des fascias.

II. — La méthode des dégénérescences wallériennes servit aussi à Sachs pour démontrer l'existence et déterminer le trajet des nerfs sensibles des muscles. S'il y a des fibres nerveuses sensibles dans les muscles, on doit les retrouver intactes parmi les fibres motrices dégénérées, un certain temps après la section des racines antérieures des nerfs spinaux. Schiff (1859) avait déjà fait cette expérience et trouvé que toutes les fibres nerveuses intramusculaires dégénèrent après la section des racines antérieures. Mais la technique histologique employée par lui était grossière. Sachs répéta ces expériences avec une technique plus parfaite et obtint les résultats suivants :

1° Six à huit semaines après la section des racines antérieures chez la Grenouille, il ne persiste dans le muscle couturier que deux grosses fibres nerveuses myéliniques, dont la distribution est tout autre que celle des fibres motrices (fig. 2). Ces fibres passent donc par les racines postérieures et représentent des fibres sensitives ;

2° La section des racines postérieures donna des résultats peu concluants.

III. — Un muscle très mince (couturier, peaucier thoracique) de Grenouille étant disposé vivant sous le microscope, dans du sérum artificiel, Sachs excite isolément des fibres nerveuses en les touchant avec une paire d'électrodes en platine excessivement fines ($0^{mm}1$) et rapprochées ($0^{mm}5$), amenant le courant induit de l'appareil de Du Bois-Reymond (courant assez faible pour ne pas provoquer de contractions idio-musculaires). On constate ainsi que certaines fibres nerveuses excitées commandent la contraction de groupes de fibres musculaires, tandis que l'excitation d'autres fibres ne provoque aucune contraction. Ces dernières fibres sont donc sensitives.

*
* *

Expériences de Sherrington sur les Mammifères

Chez les Mammifères, les fibres nerveuses centripètes contenues dans les nerfs musculaires ont été mises en évidence par Sherrington (1894). Diverses expériences, entreprises dans le but d'élucider le mécanisme du réflexe rotulien, lui avaient démontré que ce phénomène est étroitement lié à l'existence de nerfs centripètes intra-

musculaires. Il restait à suivre le trajet de ces fibres et à déterminer leurs caractères anatomiques. C'est ce que SHERRINGTON fit chez le Singe et chez le Chat. Nous ne rapporterons ici que le résumé de ses expériences les plus décisives.

Conservation des nerfs centripètes des muscles après section des racines spinales.

En sectionnant les racines spinales antérieures et postérieures consécutives, correspondant aux nerfs de certains muscles (par exemple le triceps fémoral), la dégénérescence wallérienne élimine de ces nerfs toutes les fibres centrifuges (motrices) et laisse intactes les fibres centripètes (sensitives) dont les cellules siègent dans les ganglions spinaux. SHERRINGTON a pratiqué cette expérience sur 3 singes et 19 chats, qu'il a laissés vivre de 13 à 90 jours après l'opération. Les nerfs, fixés par l'acide osmique, étaient préparés en coupes transversales. Cette opération laisse dans les troncules nerveux musculaires un grand nombre de fibres à myéline intactes. SHERRINGTON démontre que ces fibres intactes ne sont ni des fibres récurrentes provenant d'une racine non sectionnée, ni des fibres régénérées après la section, ni des fibres sympathiques. Elles proviennent donc des ganglions spinaux et représentent les nerfs sensitifs des muscles.

En effet, si on sectionne les racines et qu'on extirpe les ganglions spinaux correspondants, aucune fibre à myéline ne reste saine dans les nerfs musculaires.

L'existence de fibres sensitives dans les nerfs musculaires est encore démontrée d'une manière fort élégante par certains cas de *spina bifida*, accompagnés d'arrêt de développement de la moelle épinière et d'absence des racines antérieures, avec développement normal des ganglions spinaux. Dans deux de ces cas (dont une observation personnelle) rapportés par SHERRINGTON, les muscles et les nerfs musculaires étaient bien développés : or l'absence des racines antérieures oblige à considérer les nerfs musculaires comme formés, dans ces cas, exclusivement par des fibres centripètes.

Nombre et diamètre des fibres nerveuses sensibles dans les nerfs musculaires.

Les fibres centripètes des nerfs musculaires sont indistinguables des fibres motrices par leurs seuls caractères structuraux. Leur *nombre* est considérable. A la suite de numérations très précises, SHERRINGTON l'évalue à un tiers au moins et parfois même à la moitié du nombre total des fibres, dans les troncs nerveux se rendant aux muscles et dans leurs branches principales intramusculaires.

Leur *diamètre* varie de 1 μ 8 à 22 μ. Parmi les fibres centripètes des nerfs musculaires, il en est qui sont plus grosses que les fibres centripètes des nerfs cutanés. Mais dans un nerf musculaire, les fibres sensitives sont moins grosses que les motrices.

Dans les nerfs musculaires visibles à l'œil nu, les fibres centripètes et centrifuges sont entremêlées généralement sans ordre, quel que soit leur diamètre. Ces nerfs sont donc toujours mixtes.

Il n'en est pas de même pour les petits nerfs, visibles seulement au microscope. Ceux-ci peuvent être purement sensitifs, ou (plus rarement) purement moteurs.

A l'estimation de SHERRINGTON, les deux tiers environ des fibres centripètes des nerfs musculaires proviennent par moitié des fuseaux neuromusculaires et des organes musculotendineux de Golgi ; les fibres du dernier tiers tirent leur origine de dispositifs sensitifs divers indéterminés.

§ III. — Les dispositifs sensitifs terminaux des muscles en général. Leur classification.

Il importe de définir et de classer tout d'abord les diverses formes de terminaisons nerveuses dont il va maintenant être question. Tous ces dispositifs terminaux rentrent dans deux grandes catégories : les uns sont *épimysiaux*, les autres sont *interstitiels*.

Dispositifs sensibles épimysiaux.

I. — Nous donnons le nom de *dispositifs sensitifs épimysiaux* à ceux qui sont caractérisés par le contact direct des terminaisons nerveuses avec les fibres musculaires. On en a décrit et il en existe plusieurs sortes :

A. — Les terminaisons décrites avec des variantes par ODENIUS (1872), ARNDT (1873), SACHS (1874), ROUGET (1896), dans lesquelles des fibres nerveuses amyéliniques finissent purement et simplement au contact des fibres musculaires ou bien en s'enroulant autour d'elles ;

B. — Les *terminaisons en grappe*, découvertes par TSCHIRIEW (1879), considérées par BREMER (1882, 1883) comme *peut-être* sensitives ;

C. — Les *terminaisons en paniers*, à l'extrémité des fibres musculaires, découvertes par RETZIUS (1892), considérées comme sensitives par GIACOMINI (1898) ;

D. — Les terminaisons spéciales aux muscles moteurs du globe oculaire, découvertes par RETZIUS (1892), considérées comme sensitives par HUBER (1899) ;

E. — Les *terminaisons sensitives des fuseaux neuromusculaires*.

Dispositifs sensibles interstitiels

II. — Les dispositifs terminaux interstitiels, c'est-à-dire siégeant dans le tissu conjonctif périmysial, entre les fibres musculaires, sont :

A. — Les *terminaisons libres*, décrites par Kœlliker (1862);

B. — Les terminaisons en plaques interstitielles ou en buissons, signalées par Kerschner (1888) ;

C. — Les *terminaisons encapsulées dans des corpuscules pacini-formes.*

Ces divers dispositifs terminaux ont une importance très inégale. Une place absolument prépondérante doit être réservée aux fuseaux neuromusculaires ; nous leur consacrerons donc et tout d'abord un chapitre distinct. Nous grouperons ensuite dans un second chapitre les autres formes de terminaisons.

CHAPITRE II

LES FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES

Parmi les nombreuses dénominations proposées pour ces organes, nous avons choisi celle qui nous a paru la meilleure. Elle a été proposée par Weiss et Dutil (1895) et adoptée par Ruffini (1896). Elle est une combinaison de l'expression proposée par Kühne (1863), *Muskelspindel,* fuseau musculaire (1), avec celle proposée par Roth (1880), *neuromuskulære Stæmmchen,* troncule neuromusculaire. Le mot « fuseau » fait allusion à la forme ordinairement renflée de ces organes. Cette forme étant inconstante, la dénomination est relativement inexacte, mais puisqu'elle est devenue classique, il n'y a pas lieu de la changer (2).

Fuseau schématique.

Considéré à un point de vue très général et abstraction faite des nombreuses variétés qui peuvent se présenter, tout fuseau neuromusculaire est essentiellement constitué par les parties suivantes (*fig. 3*) : Le fuseau comprend une ou plusieurs fibres musculaires striées, *m*, présentant certaines particularités histologiques, insérées à leurs deux extrémités sur des fibres tendineuses *t t'* ; une ou plusieurs terminaisons nerveuses motrices *p* ; un ou plusieurs dispositifs sensitifs terminaux

(1) Kühne (1863, *a* et *b*) désignait sous le nom de fuseau musculaire seulement la partie renflée, encapsulée, des fibres musculaires, et non pas la totalité de l'organe. On a donc étendu sa définition.

(2) Voici la synonymie de ces organes : *Nervenknospen* (bourgeons nerveux), Kœlliker (1862) ; *Nerve-Tuft*, Beale (1862, 1865) ; *Muskelspindeln* (fuseaux musculaires), Kühne (1863) ; *Muskelknospen* (bourgeons musculaires), Kœlliker (1867) ; *umschnürte Bündel* (faisceaux étranglés), Frænkel (1878); *neuromuskulære Stæmmchen* (troncules neuromusculaires), Roth (1880) ; *organes de* Kœlliker (fuseaux à plusieurs fibres musculaires de la Grenouille, des Mammifères, etc.) et *organes de* Kühne (fuseaux à une fibre musculaire des Reptiles). Kerschner (1888-*b*) : *faisceaux neuromusculaires*, Babinski (1889), etc. Cette dernière expression ne s'applique qu'aux fuseaux composés de plusieurs fibres musculaires.

épimysiaux T S, fournis par une ou plusieurs fibres nerveuses *n s*, enveloppées par une gaine de Henle ; une capsule *c*, formée d'une ou plusieurs lamelles de substance conjonctive revêtues de cellules

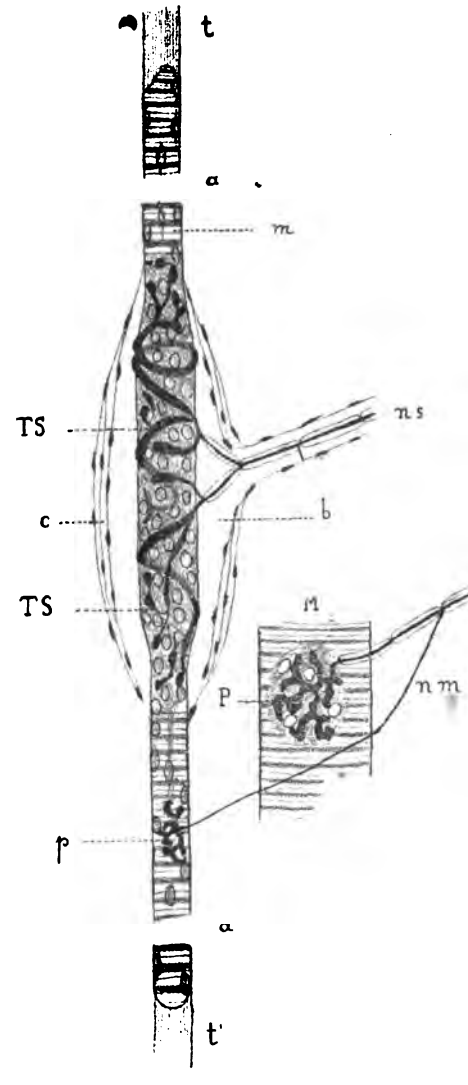


Fig. 3. — Schéma d'un fuseau neuromusculaire.

m, Fibre musculaire fusale; *a*, *a'*, interruptions de cette fibre (faute de place); *b*, espace capsulaire; *c*, capsule; *t t'*, insertions tendineuses de la fibre fusale; *p*, plaque motrice fusale; T S, terminaison nerveuse sensible sur la fibre fusale, fournie par le nerf *n s*; N M, nerf moteur musculaire; M, fibre musculaire ordinaire voisine du fuseau; *n m*, collatérale motrice pour le fuseau; P, plaque motrice pour la fibre ordinaire.

plates, engainant la fibre musculaire dans la région de la terminaison sensitive, et laissant entre elle et la fibre musculaire un espace clos *b*, fusiforme et rempli de liquide.

Un tel organe est caractérisé, comparativement aux autres dispositifs sensibles épimysiaux, par l'existence d'une capsule lamelleuse et d'un espace clos limité par celle-ci.

Les fuseaux neuromusculaires n'ont été rencontrés ni chez les Poissons (1), ni chez les Amphibiens urodèles (2). Ils existent chez les Amphibiens anoures, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères. Ce sont les fuseaux des Mammifères qui ont fait l'objet des recherches les plus nombreuses et qui sont les mieux connus. Pour cette raison et à cause de l'intérêt considérable qu'ils présentent au point de vue de la physiologie et de la pathologie humaines, ils retiendront surtout notre attention.

C'est chez les Ophidiens et les Sauriens que les fuseaux neuromusculaires, en l'état actuel de nos connaissances, présentent la plus grande simplicité structurale. Aussi, intervertissant l'ordre de la classification zoologique, c'est par les Reptiles et non par les Amphibiens que nous commencerons notre description.

PREMIÈRE SECTION

FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES DES REPTILES

Les fuseaux neuromusculaires sont connus chez les Ophidiens, les Sauriens et les Chéloniens. Ils sont presque semblables chez les Ophidiens et les Sauriens qui ont servi jusqu'à présent d'objet d'étude. Nous réunirons donc ces deux groupes de Reptiles dans un paragraphe commun.

(1) Chez les Poissons, KERSCHNER (1888-*a*) a vu des fibres musculaires grêles qu'on n'a jusqu'à présent aucune raison de considérer comme des fuseaux musculaires. GIACOMINI (1898-*d* et *f*) n'a trouvé de fuseaux ni chez les Téléostéens (*Tinca vulgaris, Anguilla vulgaris*), ni chez les Sélaciens (*Torpedo ocellata, Raja clavata, Trygon pastinaca, Mustelus vulgaris*). BAUM (1899) a obtenu le même résultat négatif chez *Petromyzon* (Cyclostomes), *Pristiurus melanostomus* (Sélaciens) et *Syngnatus phlegon* (Téléostéens).

(2) FRANQUÉ (1890) n'a pas vu de fuseaux chez *Geotriton fuscus* (Urodèles). GIACOMINI (1898-*c*) a obtenu le même résultat négatif chez *Triton cristatus*, *T. tæniatus*, *Salamandra maculata*, *Salamandrina perspicillata* et *Spelerpes (geotriton) fuscus*.

§ 1. — Ophidiens et Sauriens (1).

Fuseaux toujours unifasciculaires.

Les fuseaux neuromusculaires des Ophidiens et des Sauriens, dans les espèces jusqu'ici étudiées, sont toujours *unifasciculaires :* c'est-à-dire ne comprenant qu'une seule fibre musculaire. CIPOLLONE (1897) n'a vu qu'une exception à cette règle ; il s'agissait d'un fuseau à deux fibres musculaires chez un Lézard.

Deux variétés de fuseaux.

Ainsi que l'a nettement indiqué pour la première fois GIACOMINI (1898-*a*) et que nous l'avons personnellement vérifié, on trouve deux variétés de fuseaux unifasciculaires chez les Ophidiens et les Sauriens. Les uns possèdent une terminaison sensitive peu étendue, engainée dans une capsule affectant la forme d'un fuseau court; GIACOMINI les appelle « fuseaux à terminaison nerveuse simple » ; nous préférons les appeler *fuseaux à terminaison sensitive circonscrite*. Les autres ont une terminaison sensitive plus étendue, engainée dans une capsule peu distincte ; GIACOMINI les appelle « fuseaux à terminaisons nerveuses complexes », nous les appellerons *fuseaux à terminaison sensitive étendue*. A la lecture des mémoires antérieurs, on reconnaît que les auteurs ont décrit tantôt l'une, tantôt l'autre sorte de fuseaux, sans faire entre les deux une distinction nette (2).

Les deux sortes de fuseaux paraissent exister dans tous les muscles qu'on a jusqu'à présent étudiés. On trouve parfois deux fuseaux voisins appartenant chacun à une variété différente (GIACOMINI). Ils sont particulièrement faciles à observer chez les Ophidiens dans les muscles costopeauciers et abdominaux.

D'après SIHLER (1900) il n'existerait pas de fuseaux dans les muscles du tronc et de la queue des Lézards, ce qui nous paraît être une erreur.

(1) Voici la liste chronologique des auteurs qui se sont occupés des fuseaux des Ophidiens et des Sauriens, avec l'indication des espèces étudiées : KÜHNE (1864), *Tropidonotus natrix* (Couleuvre à collier), *Lacerta* (*sp.* ?) ; RANVIER (1878, *T. natrix*, *L. viridis ;* RENAUT (1878), *L. muralis ;* BREMER (1883), *Lacerta* (*sp.?*) ; MAYS (1884), *T. natrix* ; TRINCHESE (1886, 1891), *Platydactylus mauritanicus* (Gecko), *Lacerta* (*sp.* ?), *Podarcis* (*sp.* ?) ; RAMON Y CAJAL (1888), *Lacerta* (*sp.* ?) ; KŒLLIKER (1889), Reptiles ; FRANQUÉ (1891), *T. natrix*, *Coronella lævis*, *L. ocellata* ; KERSCHNER (1892, 1893), Reptiles ; THANHOFFER (1892), *Lacerta* (*sp.* ?) ; SIHLER (1896, 1900), Serpents, Lézards ; HUBER et DE WITT (1898), Serpents ; CIPOLLONE (1897, 1898), *L. agilis*, *L. viridis* ; GIACOMINI (1898-*a*), *T. natrix*, *C. lævis*, *Zamenis viridiflavus*, *Vipera aspis*, *L. muralis*, *L. viridis*, *Seps chalcides*, *Anguis fragilis* ; PERRONCITO (1901, 1902), *L. muralis*, *L. viridis*.

(2) Cette distinction a été entrevue avant GIACOMINI, par SIHLER (1896) et surtout par CIPOLLONE (1897). Ce dernier auteur distingue trois catégories de fuseaux chez le Lézard eu égard au mode de terminaison de la fibre nerveuse sensitive. La troisième correspond manifestement aux fuseaux à terminaison sensitive circonscrite.

D'après Kühne (1864), chacun des petits muscles costopeauciers et abdominaux de la Couleuvre à collier contiendrait un fuseau, et un seul. Sur cinquante muscles, il n'en vit qu'un seul qui eût deux fuseaux. Ce fait a été confirmé par Mays (1884) mais contesté formellement par Ranvier (1878) et par Franqué (1890).

Malgré les différences notables qui séparent les deux catégories de fuseaux, il n'y a pas lieu de donner pour chacune d'elles une description distincte. Tout fuseau d'Ophidien et de Saurien comprend les mêmes parties énumérées plus haut à propos du fuseau considéré en général.

I. — **Fibre musculaire du fuseau.** — La fibre musculaire est très grêle (1), et ce caractère permet de la distinguer aisément parmi les autres, dans une dissociation (*fig. 7*). Elle a la même longueur que les fibres musculaires ordinaires auxquelles elle est parallèle.

Les fuseaux à terminaison sensitive circonscrite portent, vers le milieu de leur longueur, un renflement fusiforme très prononcé qui est dû principalement à la capsule lamelleuse (*fig. 4*). Au contraire, les fuseaux à terminaison sensitive étendue

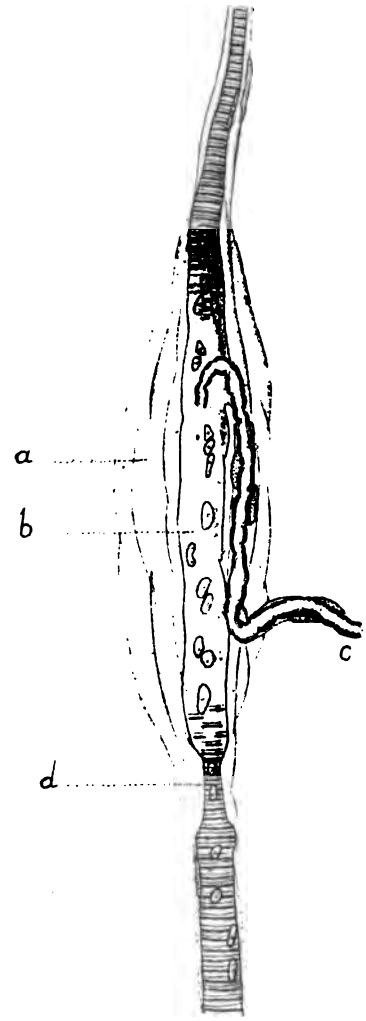


Fig. 4. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire de la Couleuvre à collier, examiné à l'état frais (dissociation du muscle dans le sérum). Ce fuseau appartient à la variété « à terminaison nerveuse circonscrite ».

a, Capsule lamelleuse; *b*, partie intracapsulaire non striée de la fibre musculaire; *c*, fibre nerveuse sensible myélinique; *d*, amincissement local de la fibre musculaire produit par le tiraillement pendant la dissociation.
Gr=environ 335 d. D'après Kühne (1864)

(1) D'après Franqué (1890), chez *T. natrix*, *Coronella lævis* et *Lacerta ocellata*, la fibre musculaire des fuseaux a un diamètre de 5 à 11 μ; le renflement fusiforme a un diamètre de 16 à 30 μ. et une longueur de 80 à 133 μ. Le même auteur dit avoir observé des bifurcations ou des fissurations marginales de la fibre musculaire dans la région du renflement capsulaire, ce qui paraît être une erreur.

sont à peine un peu plus gros au niveau du point d'arrivée de la fibre sensitive que dans le reste de leur longueur ; ils ne possèdent en effet qu'une capsule rudimentaire et leur forme justifie mal le nom de « fuseau ».

La fibre musculaire fusale appartient, par sa structure, à la catégorie des fibres musculaires dites « rouges ». La striation transversale y est très marquée : on peut observer des noyaux axiaux et des noyaux marginaux. Le protoplasma est abondant et forme parfois une traînée axiale plus ou moins continue, renflée au niveau des noyaux. Cette structure subit d'importantes modifications au niveau de la région encapsulée qui reçoit les terminaisons sensitives. Il y a lieu de faire à ce propos des distinctions.

Modifications de la région encapsulée.

Chez les Ophidiens, les fuseaux à terminaison sensitive étendue conservent seuls la striation transversale de leur fibre musculaire dans la région où se termine la fibre nerveuse sensitive ; mais les noyaux sont là plus nombreux et le protoplasma plus abondant qu'aux extrémités de la fibre. La fibre musculaire garde dans toute sa longueur le même diamètre. Au contraire, dans les fuseaux à terminaison nerveuse circonscrite (*fig. 4*), la fibre musculaire perd sa striation complètement.

Disparition de la substance contractile.

Elle le fait par disparition de la substance contractile dans le renflement capsulaire. En cet endroit, la fibre musculaire, légèrement élargie, est constituée par une masse de protoplasma finement granuleux, fortement colorable (en particulier par la méthode de l'or et par la méthode à l'hématoxyline de Sihler), et semé de nombreux noyaux. De part et d'autre de cette région, la substance contractile reparaît peu à peu ; mais ordinairement la masse protoplasmique se prolonge en s'effilant dans l'axe de la fibre musculaire. La disparition de la substance contractile dans le renflement capsulaire n'est pas un artifice de préparation ; car on la constate même sur des fuseaux observés à l'état frais, sans l'aide d'aucun réactif (Kühne, 1864). Elle a été observée, chez les Ophidiens, par Ranvier (1878), Franqué (1890), Sihler (1896, 1900) et Giacomini (1898).

Chez les Sauriens, non seulement les fuseaux à terminaison sensitive étendue conservent entièrement leur striation (*fig. 5*), mais les fuseaux à terminaison circonscrite eux-mêmes ne la perdraient pas complètement (Giacomini, 1898-*a*). Cette différence a été entrevue par Ranvier (1878). Il est vrai que Bremer (1883), Franqué (1890) et Sihler (1900) ont observé la disparition de la striation dans certains fuseaux de Lézard. Cipollone (1897) croit que la disparition de la striation dans certains fuseaux de Lézard n'est qu'apparente. De ces observations

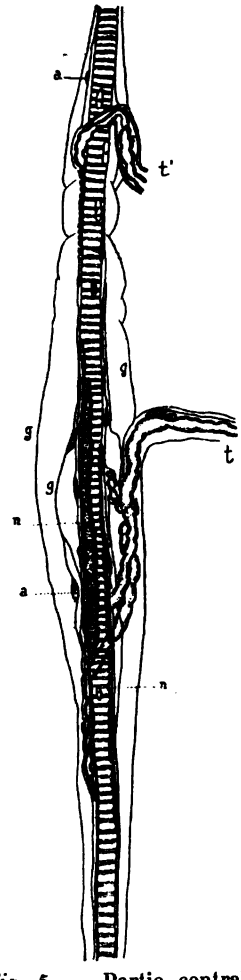


Fig. 5. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire du Lézard vert (muscles de la cuisse), examiné à l'état frais. Ce fuseau appartient à la variété « à terminaison nerveuse étendue ».

g, gaines (capsule lamelleuse) du fuseau; — *a*, noyaux de ces gaines; — *t*, *t'*, fibres nerveuses myéliniques abordant le fuseau (la fibre *t* est sûrement sensible, la fibre *t'* l'est probablement aussi); — *n*, *n*, noyaux de la fibre musculaire, disposés en séries, dans la région de la terminaison sensitive.
D'après Ranvier (1878).

de prime abord contradictoires, il semble résulter que, si, chez les Ophidiens, la striation disparaît toujours (ou presque toujours) complètement dans le renflement fusiforme, elle y est fréquemment (mais pas toujours) conservée chez les Lacertiens (1).

II. — **Capsule lamelleuse.** — La capsule lamelleuse existe constamment; elle se continue avec la gaine de Henle de la fibre nerveuse sensitive. Mais son degré de développement est différent suivant qu'il s'agit de l'une ou de l'autre variété de fuseaux.

Variations de la capsule.

Dans les fuseaux à terminaison sensitive circonscrite (*fig. 4*), la capsule est épaisse, surtout chez les Ophidiens, et forme un renflement fusiforme court. Aux deux extrémités du renflement elle se continue avec une gaine unilamellaire mince qui s'applique étroitement à la surface de la fibre musculaire.

Vers le milieu du renflement, la capsule est formée de plusieurs lamelles entées les unes sur les autres, et dans les intervalles

(1) Dans les préparations traitées successivement par l'acide formique (à 15-25 p. 100) et par le chlorure d'or (méthode de Lœwit, modifiée dans ses détails par Bremer, Ruffini, Cipollone, etc.), ou par la méthode de Sihler, les fibres musculaires subissent presque toujours, chez les Reptiles, des altérations de forme qui ont été prises pour des particularités normales de structure. Leurs bords deviennent festonnés, principalement dans la région capsulaire, quelle que soit la variété de fuseau. La déformation se fait sentir aussi, comme nous le verrons, sur les terminaisons nerveuses. Il s'agit bien ici d'un artifice de préparation; car le festonnement ne s'observe ni à l'état frais, ni après coloration des nerfs par le bleu de méthylène (Regaud et Favre). Cette erreur est manifeste dans les descriptions et les figures de Bremer (1883), Trinchese (1886 et 1891) et Cipollone (1897). Ce dernier auteur a particulièrement insisté sur le festonnement « en ailes de chauve-souris » de certains fuseaux du Lézard : mais c'est là, croyons-nous, une production due au retrait partiel subi par les fibres musculaires à protoplasma abondant et délicat sous l'influence de l'acide formique.

desquelles on peut voir des noyaux très plats de cellules endothéliformes.

Dans les fuseaux à terminaison sensitive étendue (*fig.* 5), la capsule reste uni- ou paucilamellaire, même au niveau du point d'accès du nerf sensitif. A un examen superficiel d'une préparation traitée par le chlorure d'or, cette mince gaine peut être méconnue.

Les lamelles dont se compose la capsule sont formées d'une substance fondamentale anhiste, identique à celle qui constitue les lamelles de la gaine lamelleuse des faisceaux nerveux (1).

Espace capsulaire. Entre la capsule et la fibre musculaire existe un espace étroit (Cipollone, 1897), visible dans les deux variétés de fuseaux. Cet espace est clos aux deux extrémités de la capsule par l'accolement de cette dernière à la fibre musculaire.

III. — **Nerf sensitif et sa terminaison.** — C'est Ramon y Cajal (1888) et Kerschner (1888, 1892) qui considérèrent les premiers les deux terminaisons nerveuses distinctes que reçoit chaque fuseau de Reptile, l'une comme sensitive, l'autre comme motrice. Cette conception, exprimée aussi par Sihler (1896, 1900), fut démontrée définitivement exacte par Cipollone (1897, 1898) et par Perroncito (1901, 1902). Giacomini (1898-*a*) a cru, au contraire, que ces terminaisons sont toutes deux sensitives.

Les fibres nerveuses qui donnent la terminaison sensitive sont *toujours myéliniques*. Elles ont été décrites par Kühne (1864) et Ranvier (1878). Ce sont de grosses fibres enveloppées, à une certaine distance, par une gaine de Henle très nette. Elles se comportent d'une façon bien différente suivant qu'il s'agit de l'une ou de l'autre variété de fuseaux (2).

Variations de la terminaison sensitive.

a) *Fuseaux à terminaison sensitive circonscrite.* — La fibre nerveuse, unique, aborde le renflement fusiforme capsulaire soit vers

(1) Sihler (1896, 1900) dit que les lamelles et la gaine de Henle qu'elles continuent sont formées de substance élastique, parce que l'acide acétique ne la gonfle pas. Huber et de Witt (1898) repoussent avec raison cette opinion, qui est absolument erronée. Les lamelles de la capsule ont, ainsi que l'a dit Ranvier (1878), la plus grande analogie avec les lamelles de la gaine lamelleuse des nerfs et des corpuscules de Pacini : elles sont constituées par une variété de substance collagène, qui se gonfle beaucoup moins par les acides que la substance des faisceaux conjonctifs et tendineux.

(2) Généralement chaque fuseau ne reçoit qu'une fibre myélinique sensitive. Mais il n'est pas exceptionnel d'en trouver deux, qui abordent la fibre musculaire soit ensemble, soit séparément. Ce dernier cas se rapporte à des *fuseaux qui possèdent plusieurs renflements fusiformes successifs* pour une même fibre musculaire (Franqué, 1890; Cipollone, 1897; Sihler, 1900).

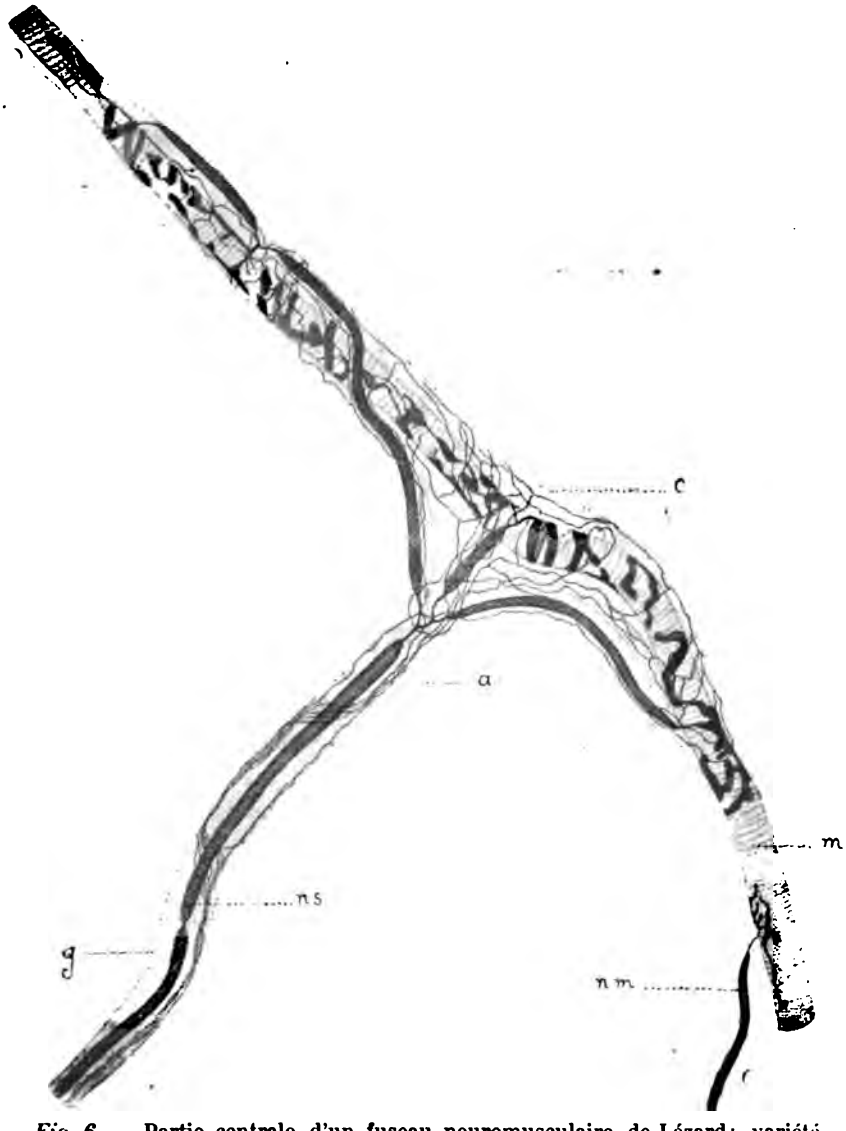


Fig. 6. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire de Lézard; variété de fuseau « à terminaison sensitive étendue ». Méthode à l'or de Lœwit-Ruffini.

m, fibre musculaire du fuseau; — *c*, capsule du fuseau; — *n m*, fibre nerveuse (a myéline) motrice, se terminant par une petite plaque sur la fibre musculaire fusale; — *n s*, fibre nerveuse sensitive. Elle se partage en trois branches terminales en abordant le fuseau. Ces branches donnent des terminaisons polymorphes, qui rappellent, par places, les rubans annulo-spiraux des Mammifères; — *g*, gaine de Henle; — *a*, faisceau de fibrilles amyéliniques très fines, courant dans la gaine de Henle et formant une intrication plexiforme dans la région sensitive du fuseau. D'après PERRONCITO (1902).

son milieu, soit près de l'une de ses extrémités; ceci ordinairement sans se diviser. La gaine de Henle se fusionne avec la capsule lamelleuse ; et la fibre myélinique pénètre dans la cavité capsulaire. Elle donne immédiatement la terminaison ; ou bien, plus rarement, elle décrit dans la cavité capsulaire un court trajet parallèlement à la fibre musculaire. Après avoir subi l'étranglement préterminal, la fibre nerveuse, devenue amyélinique, se ramifie aussitôt en un bouquet de filaments nus, divergents, grêles, mais pourvus de renflements successifs (méthode de l'or) ; ces filaments portent des ramuscules latéraux courts. Filaments et ramuscules se terminent par des renflements. Cette arborisation d'aspect général ombelliforme, très circonscrite, embrasse la portion intracapsulaire striée (Lacertiens) ou non (Ophidiens) de la fibre musculaire. Giacomini (1898-*a*) est le seul auteur qui ait décrit cette terminaison amyélinique, assez difficile à colorer par la méthode de l'or, tant à cause de l'épaisseur de la capsule que de la forte colorabilité de la masse protoplasmique sous-jacente à l'arborisation terminale.

b) *Fuseaux à terminaison sensitive étendue.* — L'innervation sensitive de ces fuseaux est beaucoup plus variée. La fibre nerveuse, presque toujours unique, subit une ou plusieurs divisions successives immédiatement avant d'aborder le fuseau : de telle sorte que les terminaisons amyéliniques proviennent au moins de deux et quelquefois d'un plus grand nombre de branches myéliniques distinctes qui se rattachent à une fibre souche unique (*fig. 6*). Les branches myéliniques terminales cheminent soit chacune dans une gaine de Henle distincte, soit ensemble dans la gaine unilamellaire qui enveloppe la fibre musculaire. Finalement, chaque fibre nerveuse perd sa gaine de myéline et fournit une partie de l'arborisation terminale (1).

L'arborisation terminale s'étend sur un long trajet à la surface de la fibre musculaire, de part et d'autre du point d'accès de la fibre nerveuse souche ; elle est toujours contenue dans la mince capsule du fuseau.

Chez les Ophidiens (Huber et de Witt, 1898; Giacomini, 1898-*a*), les cylindraxes nus cheminent le long de la fibre musculaire, en des directions opposées ; et ils se divisent, chemin faisant, en fines rami-

(1) Cipollone (1897) décrit une variété de terminaison nerveuse dans certains fuseaux du Lézard, caractérisée par l'existence d'une fibre myélinique à segments interannulaires courts, qui chemine parallèlement à la fibre musculaire, en abandonnant à cette dernière, à chaque étranglement, une collatérale amyélinique qui se ramifie immédiatement. Renaut (1878) avait déjà décrit un semblable mode de terminaison.

fications secondaires et tertiaires pourvues de varicosités de formes variées. Quelquefois le cylindraxe constitue une bandelette irrégulière, accolée à la fibre musculaire, bandelette à laquelle sont unies par des

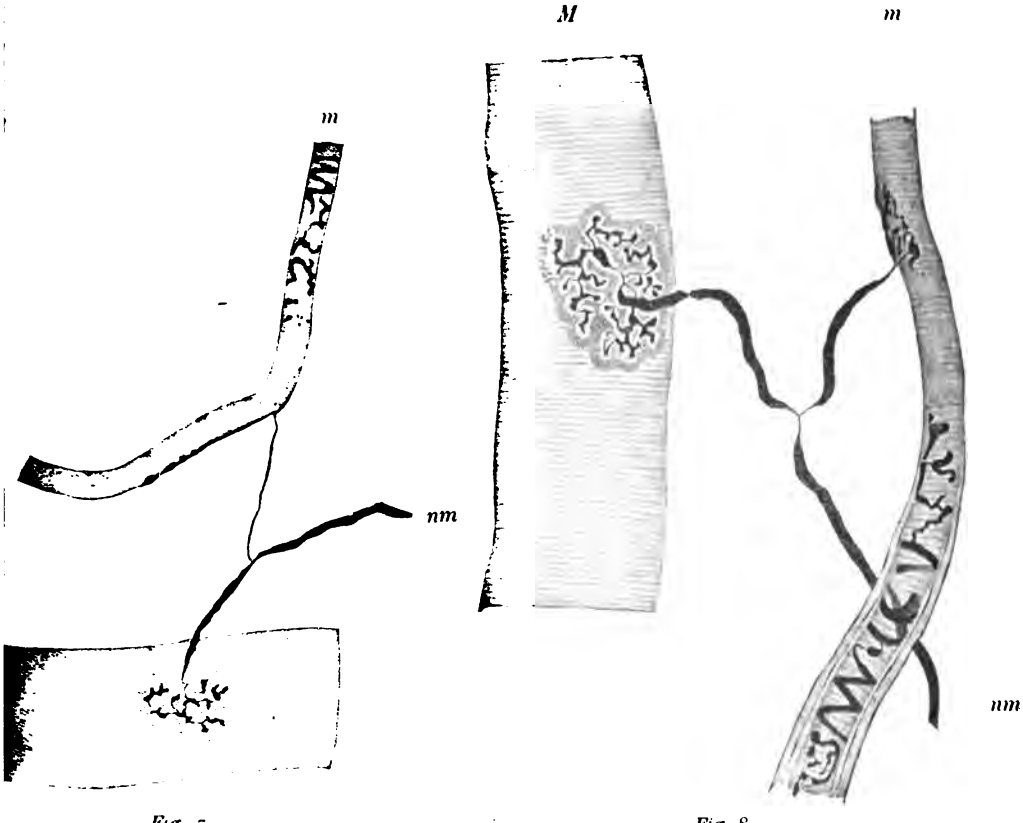


Fig. 7. *Fig. 8.*

Fig. 7 et 8. — Fragments de fuseaux neuromusculaires de Lézard. Méthode à l'or de Lœwit-Ruffini.

M, fibres musculaires communes : — *m*, fibres musculaires fusales : — *n m*, fibres nerveuses motrices. Au niveau d'un étranglement annulaire, celles-ci se divisent chacune en deux branches : l'une, myélinique (*fig. 8*) ou amyélinique (*fig. 7*), se termine sur la fibre musculaire fusale par une plaque motrice rudimentaire ; l'autre, myélinique, se termine par une plaque motrice ordinaire, sur la fibre musculaire commune. Une partie de la terminaison sensitive est visible (ébauche d'anneaux et de spires).

D'après Perroncito (1901-*a*).

tractus grêles les varicosités diversement conformées, éparses à la surface de la fibre musculaire.

Chez les Sauriens (1), les cylindraxes cheminent aussi à la surface

1) Renaut, 1878 ; Bremer, 1883 ; Trinchese, 1886, 1891 ; Cipollone, 1897 ; principalement Giacomini, 1898-*a*, et Perroncito, 1901, 1902. [Ce dernier auteur n'a pas décrit la terminaison sensitive, mais il en a donné de très bonnes figures.]

de la fibre musculaire et fournissent des expansions secondaires et tertiaires de forme variée. Mais on observe fréquemment, principalement à la partie moyenne de l'arborisation terminale, des expansions en forme de C et d'S (*fig. 7, 8, 10*), qui tendent à faire le tour complet de la fibre musculaire (Giacomini). Parfois même le cylindraxe prend la forme d'un ruban qui décrit des tours de spire réguliers autour de la fibre musculaire (Perroncito, 1901). Une telle disposition (*fig. 9*) est très analogue à la terminaison dite primaire, ou à ruban annulo-spiral (Ruffini) qui caractérise les fuseaux des Mammifères ; tandis que l'arborisation terminale étendue des Ophidiens se rapproche beaucoup de la terminaison dite secondaire ou en forme de fleurs (Ruffini) qu'on rencontre également chez les Mammifères. Chez les Sauriens, l'arborisation terminale, par ses variétés de formes, participe de ces deux dispositifs typiques (1).

Terminaison annulo-spirale ébauchée.

IV. — **Nerfs moteurs et leurs terminaisons.** — Les terminaisons motrices sont fournies le plus souvent par des fibres nerveuses amyéliniques (*fig. 7, 9, 10*), qui arrivent au fuseau en suivant un trajet distinct de celui de la fibre sensitive. En remontant le long de ces fibres, à partir de leur terminaison, on reconnaît presque toujours qu'elles se raccordent à des fibres myéliniques fines après un trajet amyélinique plus ou moins long. Plus rarement une fibre motrice conserve sa gaine de myéline (*fig. 6, 8*), jusqu'à sa terminaison (Sauriens principalement. Cipollone, 1897). Ces fibres n'ont pas de gaine de Henle distincte.

Chaque fuseau reçoit en général plusieurs terminaisons motrices (jusqu'à 5, Giacomini, ou 7, Cipollone), qui sont situées de part et d'autre de la terminaison sensitive, parfois à une assez grande distance de celle-ci, *toujours en dehors de la capsule*. Ces terminaisons appartiennent le plus souvent à la variété « en grappe » (Tschiriew, 1879) ou « ombelliforme » (Bremer, 1883) ; leur taille est très variable : tantôt elles se réduisent à un ou deux filaments terminés par des renflements (*fig. 9, 10*), tantôt elles sont plus compliquées (*fig. 6, 8*). Chez les

(1) Le traitement par les acides des préparations destinées à être colorées par la méthode de l'or détermine, sur l'arborisation nerveuse terminale comme sur la fibre musculaire, des modifications plus ou moins importantes sur l'interprétation desquelles beaucoup d'auteurs se sont trompés (Bremer, 1883; Trinchese, 1886, 1891; et même en partie Cipollone, 1897, etc.). La principale altération paraît consister dans l'interruption de la continuité des différentes parties de l'arborisation; les renflements de forme variée, colorés en violet plus ou moins foncé par l'or, paraissent isolés les uns des autres. Trinchese a donné le nom bizarre de *neurocoques* à ces masses isolées de substance nerveuse. Les neurocoques occupent principalement les festons saillants de la fibre musculaire déformée. Les figures données jusqu'ici des arborisations terminales des fuseaux sont presque toutes, plus ou moins, entachées de cette altération.

Sauriens, elles se rapprochent fréquemment par leur conformation des terminaisons en plaques (plaques motrices ordinaires).

Les grappes ou ombelles ne possèdent ordinairement pas le substratum protoplasmique semé de noyaux (semelle de Kühne), des plaques motrices.

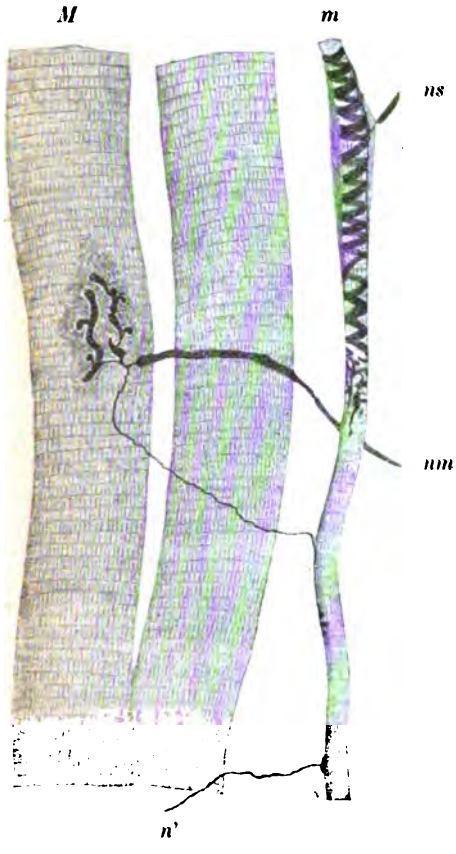


Fig. 9. — **Fragment de fuseau neuro-musculaire de Lézard. Méthode à l'or de Lœwit-Ruffini.**

M, fibre musculaire commune; — *m*, fibre musculaire fusale; — *n s*, fibre nerveuse sensitive, donnant une terminaison en ruban annulo-spiral typique; — *n m*, fibre nerveuse motrice se terminant par une plaque motrice ordinaire sur une fibre musculaire commune. Aussitôt après l'étranglement préterminal, une fibrille amyélinique s'en détache et va se terminer par une plaque rudimentaire sur la fibre musculaire fusale; — *n'*, autre fibre motrice amyélinique, abordant la fibre musculaire fusale.

D'après Perroncito (1901-*a*).

Historique des terminaisons motrices.

Ces terminaisons furent découvertes, ches les Sauriens, par Bremer (1883), qui reconnut la plupart des détails que nous venons d'énumérer. Il établit même en loi générale que chaque fuseau en reçoit au moins une. Malheureusement il considéra ces terminaisons comme sensitives, attribuant au contraire la signification motrice à la terminaison centrale encapsulée. Ramon y Cajal (1888) et Kerschner (1888, 1893) signalent brièvement les deux ordres de terminaisons chez les Reptiles, mais ne leur consacrent aucune description spéciale. Kerschner (1892) reconnut qu'en suivant les fibres nerveuses qui donnent la terminaison en plaques chez les Reptiles, on voit qu'elles se détachent de fibres nerveuses fournissant des plaques motrices à des fibres musculaires ordinaires : c'était la démonstration péremptoire de la nature motrice de ces terminaisons. Sihler (1896) figure et considère comme motrices les petites terminaisons en grappe des fuseaux des Ophidiens. Cipollone (1897) les décrit très exactement et leur attribue leur véritable signification ; en 1898, il montre, comme

Kerschner (1892), qu'elles peuvent être fournies par des collatérales des fibres nerveuses motrices communes. Giacomini (1898) considère ces terminaisons comme sensitives (avec les terminaisons en grappe, en général) ; d'où il suit que les fibres musculaires des fuseaux n'auraient pas de terminaison nerveuse motrice, ce qui n'est guère admissible. Enfin Perroncito (1901, 1902), confirmant et complétant la découverte de Kerschner (1892) et de Cipollone (1898), posa en règle générale, pour les Lézards, que *les terminaisons en plaques ou en grappes sont fournies par des fibres nerveuses collatérales des fibres motrices ordinaires*. Tantôt la fibre motrice (le plus souvent amyélinique, parfois myélinique) se détache de la fibre nerveuse motrice au niveau d'un étranglement annulaire (*fig. 7, 8*), plus ou moins distant de la plaque motrice (de la fibre musculaire commune). Tantôt elle se détache de l'étranglement préterminal précédant immédiatement la plaque (*fig. 9*). Tantôt, enfin, elle est issue d'une des ramifications de la plaque motrice (fibrilles ultra-terminales de Ruffini) (*fig. 10*). En tout cas, ces faits (Cipollone, Perroncito) établissent péremptoirement la signification motrice de la terminaison nerveuse en plaque ou en grappe, et prennent ainsi une importance capitale dans l'histoire générale du fuseau neuromusculaire.

Collatérales motrices.

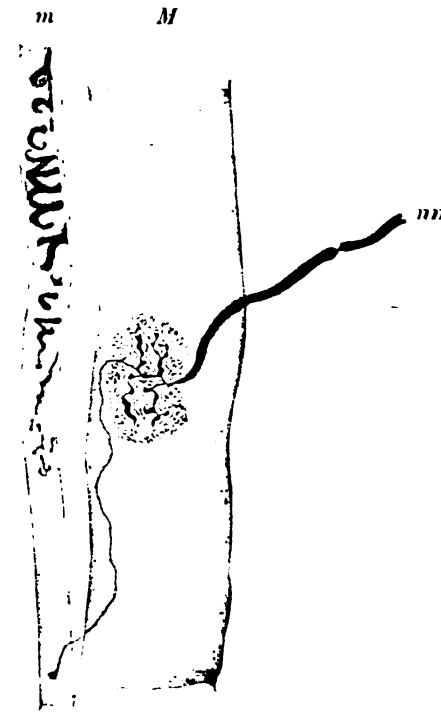


Fig. 10. — Fragment de fuseau neuromusculaire de Lézard. Méthode à l'or de Lœwit-Ruffini.

M, fibre musculaire commune ; — *m*, fibre musculaire fusale ; — *n m*, fibre nerveuse motrice, se terminant par une plaque ordinaire sur la fibre musculaire commune. D'une des ramifications de cette plaque part une fibrille amyélinique (*ultra-terminale* de Ruffini), qui se termine par un renflement (terminaison motrice très rudimentaire) sur la fibre musculaire fusale.

D'après Perroncito (1901-*a*).

V. — **Fibrilles amyéliniques plexiformes du fuseau.** — Perroncito (1902) vient de décrire des fibrilles extraordinairement

fines qui se distribuent dans les plaques motrices ordinaires et aussi dans les fuseaux neuromusculaires, chez le Lézard. « Dans quelques cas, deux ou trois fibrilles ; dans d'autres cas, de véritables petits faisceaux, courent dans la gaine de Henle de la robuste fibre myélinique qui fournit la principale terminaison du fuseau... Elles se divisent et s'entrecroisent diversement. Sur le point où elles entrent dans l'organe, elles forment un plexus parfois très riche. Elles se ramifient ensuite, courant dans la gaine du fuseau, et y formant des entrelacements (*fig. 6*). » Le mode de terminaison et la signification de ces fibrilles sont jusqu'ici complètement inconnus.

§ II. — Chéloniens.

Les fuseaux neuromusculaires des Chéloniens nous sont connus par les recherches de Giacomini (1898 *a*, *Testudo græca*) et de Huber et de Witt (1898, *Emys meleagris*). Ce sont des fuseaux tantôt plurifasciculaires, tantôt unifasciculaires (Giacomini).

Les fuseaux plurifasciculaires comprennent de 2 à 5 (Giac.) ou à 8 (H. et de W.) fibres musculaires grêles. On rencontre des fuseaux qui possèdent deux ou trois aires de terminaisons sensitives successives (H. et de W.) Le faisceau de fibres musculaires est enveloppé et pénétré, comme chez les Mammifères, par du tissu conjonctif lâche, relié à la capsule lamelleuse par des tractus grêles traversant l'espace capsulaire (H. et de W.).

L'arborisation sensitive terminale est fournie par une ou plusieurs fibres à myéline volumineuses dont la gaine de Henle se fusionne avec la capsule du fuseau. Arrivées dans le tissu conjonctif qui unit et sépare les fibres musculaires, ces fibres nerveuses myéliniques se divisent et parcourent un trajet variable avant de fournir l'arborisation terminale .Celle-ci, commune à toutes les fibres musculaires, se fait suivant le mode déjà décrit à propos des terminaisons sensibles étendues des Ophidiens ; c'est une terminaison en forme de fleurs (Giac.).

En dehors de la région capsulaire, les fibres musculaires reçoivent des terminaisons en plaques ou en petites grappes (Giac.) qu'on doit considérer comme motrices.

DEUXIÈME SECTION

FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES DES AMPHIBIENS

Les Amphibiens urodèles ne possèdent pas de fuseaux (GIACOMINI, 1898-*b* et *c*). Le seul Amphibien anoure chez lequel on les ait étudiés est la Grenouille (1).

Fuseaux unifasciculaires et plurifasciculaires.

Il existe probablement dans les muscles de la Grenouille des *fuseaux unifasciculaires*. RENAUT (1878) décrit en effet, dans le muscle sterno-hyoïdien, des fibres musculaires excessivement grêles, n'ayant que le tiers ou le quart du diamètre des fibres musculaires adjacentes, et *dépassant constamment la ligne d'insertion musculo-tendineuse*, aux deux extrémités du muscle (2). Malheureusement ces fibres musculaires grêles, que RENAUT considère avec raison comme des fuseaux neuromusculaires, n'ont jamais été étudiées au point de vue de leurs terminaisons nerveuses (3). Les fuseaux *plurifasciculaires* sont au contraire bien connus. On les a rencontrés dans la plupart des muscles des membres ainsi que dans le peaucier thoracique, où ils ont été découverts par KŒLLIKER (1862); la minceur de ce dernier muscle en fait un objet d'étude favorable, qu'ont utilisé la plupart des auteurs ; il contient de deux à cinq fuseaux.

MAYS (1884), qui a étudié la situation des fuseaux comparativement dans plusieurs muscles de la Grenouille, dit qu'ils sont situés fréquemment près du point d'entrée du nerf dans le muscle, et qu'on en trouve aussi dans les parties du muscle situées en dehors de la zone d'innervation motrice (4).

FRANQUÉ (1890), CIPOLLONE (1897) et SIHLER (1900) ont vu des fuseaux juxtaposés l'un à l'autre (*fuseaux jumeaux*, ou mieux *géminés*).

(1) Voici la liste chronologique des auteurs qui se sont occupés des fuseaux neuromusculaires de la Grenouille : WEISMANN (1861), KŒLLIKER (1862), BEALE (1862, 1865), KÜHNE (1863), RENAUT (1878-*b*), BREMER (1883), MAYS (1884), RAMON Y CAJAL (1888), KŒLLIKER (1889), FRANQUÉ (1890), DOGIEL (1890), TRINCHESE (1891), SIHLER (1896, 1900), CIPOLLONE (1897), HUBER et DE WITT (1898), POLOUMORDWINOFF (1898).

(2) Voir la fig. 215 du *Traité d'histologie pratique* de RENAUT, t. Ier, p. 605.

(3) SIHLER (1900) dit aussi sans autres détails que certains fuseaux de la Grenouille sont unifasciculaires.

(4) D'après CECCHERELLI (1904), les fuseaux neuromusculaires n'existent pas dans les muscles dorsaux des Amphibiens anoures (*Rana*, *Bufo*, *Bombinator*) et y sont remplacés, comme appareils sensitifs épimysiaux, par des terminaisons nerveuses en paniers (voy. chap. III, § IV). Chez les Anoures, les muscles en question ont gardé partiellement la disposition métamérique des Poissons et des Urodèles.

I. — **Fibres musculaires du fuseau. Faisceau de Weismann** (1). — Les fuseaux plurifasciculaires de la Grenouille comprennent de 3 à 8 (Cipollone, 1897) ou même 11 (Kœlliker, 1889) fibres musculaires. Ces fibres sont distinctes dans toute leur longueur (Bremer, 1883 ; Franqué, 1890, etc.) et non pas fusionnées dans la région capsulaire, comme le croyait Kühne (1863, 1866). Leur longueur est égale à celle des fibres musculaires adjacentes. Elles sont toujours plus grêles que ces dernières, mais leur diamètre varie beaucoup. Les plus fines ont 3 ou 4 μ, les plus grosses, 12 à 15 μ

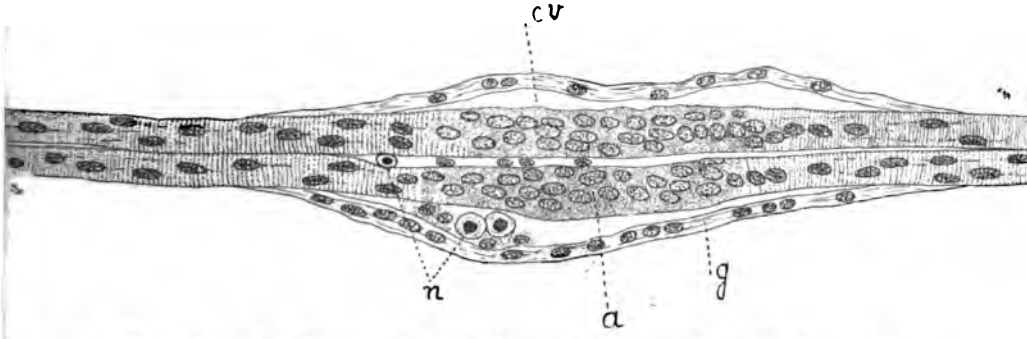


Fig. 11. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire de Grenouille, vue en coupe.

Deux fibres musculaires seulement sont visibles dans la coupe. *a*, région de ces fibres correspondant à la terminaison sensitive (striation disparue ; nombreux noyaux) ; *n*, coupes de fibres nerveuses à myéline ; *g*, capsule ; *cc*, espace capsulaire.

D'après Franqué (1890).

(Kœlliker, 1889). Elles se renflent légèrement dans la région capsulaire (Franqué, 1890), au niveau de la terminaison sensitive.

Ces fibres appartiennent à la catégorie des fibres des muscles rouges. Leur striation transversale est très marquée ; leur protoplasma est abondant, et le faisceau de Weismann prend, à cause de cela, une teinte brune après l'action de l'acide osmique ; leurs noyaux sont les uns marginaux, les autres axiaux, même en dehors de la capsule.

Les fibres musculaires subissent dans la région capsulaire d'importantes modifications de structure (*fig. 11*). La substance contractile se — Modifications de la région encapsulée.

(1) C'est Weismann (1861) qui a découvert, chez la Grenouille, ces faisceaux de fibres musculaires grêles, qui lui semblèrent réunies en une certaine région, par un amas de substance granuleuse (débris de la capsule et des nerfs sensitifs détruits par la potasse à 35 p. 100). Il crut qu'il s'agissait de fibres musculaires jeunes, résultant de la division de grosses fibres préexistantes. Pour rappeler cette découverte, Kœlliker (1889) proposa de donner à l'ensemble des fibres musculaires des fuseaux plurifasciculaires en général le nom de *faisceau de Weismann*, qui a été adopté.

raréfie et se dispose comme une mince écorce autour d'un axe protoplasmique très riche en noyaux. Vers le centre du renflement capsulaire, la disparition de la striation est le plus souvent (pas toujours, Kühne) complète. La fibre est ici réduite à une masse de protoplasma délicat (vacuolisant facilement) contenant de nombreux noyaux. Dans cette région, il existerait, autour des fibres musculaires, des cellules fusiformes qualifiées par Kühne de *sarcoplastes*, et dont l'existence est niée par d'autres auteurs. Ce qui est certain, c'est que de nombreux noyaux sont extérieurs aux fibres musculaires; ils appartiennent probablement pour la plupart à l'arborisation sensitive nue.

II. — **Capsule.** — La capsule affecte la forme d'un fuseau très allongé qui envelopperait le faisceau de Weismann à la manière d'un manchon. Elle est peu épaisse, et comprend, en son milieu, seulement de 2 à 4 lamelles séparées par des cellules endothéliformes. Elle s'amincit à ses extrémités; puis elle s'accole aux fibres musculaires et se fusionne, semble-t-il, avec le sarcolemme.

L'espace capsulaire a mesuré, dans un fuseau fixé par le liquide de Flemming et coupé longitudinalement, 95 μ de largeur maxima et 324 μ de longueur (Franqué). Il est traversé axialement par le faisceau de Weismann.

III. — **Nerf sensitif et sa terminaison.** — Le nerf sensitif aborde le fuseau généralement vers le milieu de la capsule. Il est le plus souvent réduit à une seule fibre myélinique très volumineuse, trois ou quatre fois plus grosse qu'une fibre myélinique ordinaire et montrant des segments interannulaires courts. Quelquefois le nerf comprend deux ou trois fibres myéliniques, dont une au moins est volumineuse.

Tous les observateurs, depuis Kœlliker et Kühne, ont été frappés par le diamètre insolite de ces fibres nerveuses. Il est facile de les suivre jusque dans l'épaisseur des troncules nerveux intramusculaires, qu'elles rejoignent par un trajet direct rectiligne ou légèrement arqué (Mays, 1884).

La gaine de ce petit nerf est large et plurilamellaire. Elle se continue avec la capsule du fuseau (Kühne, etc.). Après avoir pénétré dans l'espace capsulaire, quelquefois même auparavant, la fibre nerveuse fournit une série de divisions consécutives. Il se forme ainsi un bouquet de petites branches myéliniques, à segments interannulaires de plus en plus courts : bouquet d'autant plus riche que le fuseau con-

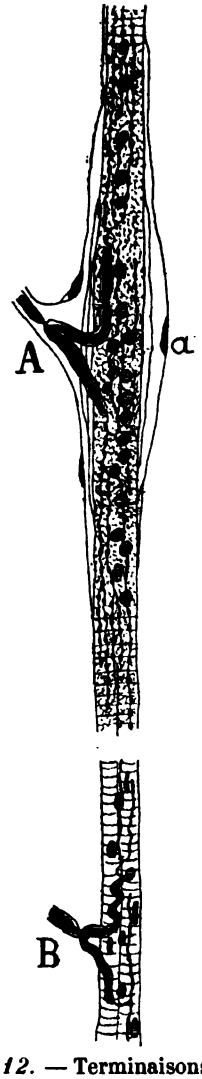


Fig. 12. — Terminaisons nerveuses d'un fuseau neuro-musculaire de Grenouille (muscle peaucier thoracique), colorées par le bleu de méthylène.

A, fibre myélinique sensitive, fournissant une arborisation terminale formée de filaments amyéliniques variqueux à la surface des fibres musculaires (dans leur région intra-capsulaire non striée); B, fibre myélinique motrice, se terminant par un buisson de Kühne; *a*, capsule.

D'après Ramon y Cajal (1888).

tient davantage de fibres musculaires. Ces fibres myéliniques de deuxième, troisième... ordre s'insinuent entre les fibres musculaires, les contournent en hélice et cheminent plus ou moins loin vers les deux extrémités du renflement fusiforme. Finalement chaque fibre myélinique terminale fournit une partie de la riche arborisation amyélinique qui enveloppe et pénètre le faisceau de Weismann (*fig. 12*).

Arborisation myélinique préterminale.

L'arborisation terminale (1) se compose de filaments primaires nombreux et très fins, cheminant parallèlement à la direction des fibres musculaires, sinueux et très variqueux. Ces filaments donnent des branches secondaires, elles-mêmes ramifiées et toutes ces ramifications se terminent par des boutons. L'arborisation, d'après Huber et de Witt (1898), serait tout entière *épilemmale* et aurait comme substratum le tissu conjonctif délicat qui enveloppe les fibres musculaires. Chaque rameau myélinique terminal distribue ses ramifications amyéliniques à plusieurs fibres musculaires. Les régions d'innervation des fibres musculaires ne sont pas toutes situées au même niveau, dans la capsule. Cipollone signale même des fuseaux à

Arborisation nue terminale.

(1) L'arborisation terminale, entrevue par Beale (1862, 1865), a été décrite pour la première fois exactement par Ramon y Cajal (1888), puis par Dogiel (1890), Huber et de Witt (1898) et Poloumordwinoff (1898). Toutes ces descriptions concordent dans les points essentiels. Il est à remarquer que toutes les quatre, elles ont été faites d'après des préparations au bleu de méthylène. La méthode de l'or semble particulièrement défavorable à cette arborisation délicate, si on en juge par les résultats mauvais qu'elle a donnés à Cipollone (1897); cet auteur la figure comme composée de grains (neurocoques) discontinus, et ce n'est que par analogie avec d'autres terminaisons, qu'il se représente les filaments qui doivent unir ces grains.

arborisations terminales sensitives, multiples, entièrement distinctes les unes des autres et successives.

IV. — **Nerfs moteurs et leurs terminaisons.** — Les terminaisons motrices sont disposées par groupes en dehors de la région capsulaire, tantôt d'un seul côté, tantôt des deux. Elles ont la forme soit de petits buissons de Kühne, soit d'ombelles ou de grappes. Elles sont fournies par des fibres nerveuses myéliniques fines, ou amyéliniques, qui se détachent d'un fascicule nerveux moteur à l'endroit où celui-ci va croiser la direction du fuseau (1).

Mention fut faite par Bremer (1883), puis par Franqué (1890), des fibres nerveuses amyéliniques ou myéliniques fines qui se mettent toujours en rapport avec les fibres musculaires du fuseau, à distance du renflement capsulaire.

La véritable signification des terminaisons motrices a été indiquée par Ramon y Cajal (1888), et admise par Cipollone (1897) et Sihler (1900).

TROISIÈME SECTION

FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES DES OISEAUX (2).

Giacomini a trouvé chez les Oiseaux deux sortes de fuseaux : les uns sont unifasciculaires, d'autres sont plurifasciculaires et contiennent de 2 à 7 fibres musculaires. Les deux variétés peuvent se trouver côte à côte dans le même muscle. La plupart des fuseaux se rencon-

(1) C'est à Beale (1865), que revient l'honneur d'avoir découvert que les fuseaux (*nerve-tufts*) de la Grenouille sont abordés par deux ordres distincts de fibres nerveuses : 1° un petit nerf comprenant une ou deux grosses fibres myéliniques, abordant le renflement fusiforme ; 2° un nerf comprenant des fibres myéliniques minces, abordant le fuseau au delà du renflement, tantôt d'un seul, tantôt des deux côtés. Parfois le nerf à fibres minces abandonne au fuseau seulement des ramifications collatérales, et va plus loin, innerver des fibres musculaires ordinaires. Ce travail de Beale n'a été jusqu'à présent cité par aucun des auteurs qui se sont occupés des terminaisons nerveuses des fuseaux.

(2) Les fuseaux des Oiseaux ont été étudiés par Kerschner (1888-*a*, 1893, simples mentions, chez le Pigeon, la Mésange et la Cigogne) ; par Trinchese (1891, Poulet, Moineau) ; et surtout par Cipollone (1897, Pigeon), Huber et de Witt (1898, Pigeon), Giacomini (1898-*a*, *Ardea cinerea*, *Pica caudata*, *Falco tinnunculus* et *Athene noctua*).

Pour l'étude des terminaisons nerveuses, Huber et de Witt ont employé le bleu de méthylène qui, disent-ils, réussit difficilement chez les Oiseaux. Cipollone et Giacomini se sont servis du chlorure d'or. Cette dernière méthode produit ici ses altérations habituelles (dentelures marginales des fibres musculaires, fragmentation de l'arborisation terminale en granulations ou « neurocoques » indépendants), très marquées dans les résultats de Cipollone. La meilleure description est celle de Giacomini.

trent au voisinage des tendons et des cloisons aponévrotiques. Ils sont très nombreux ; dans un fragment de muscle ayant 5 millimètres de longueur sur 1 millimètre de largeur, GIACOMINI en a compté 8, dont 1 unifasciculaire et 7 plurifasciculaires.

Les fibres musculaires fusales sont excessivement grêles (les plus grêles de toutes celles qu'il a observées parmi les Vertébrés étudiés, dit CIPOLLONE). Elles ont les mêmes caractères histologiques que ceux dont nous avons parlé à propos des Amphibiens et des Reptiles. La striation ne disparaît pas complètement dans la région capsulaire. Fibres musculaires

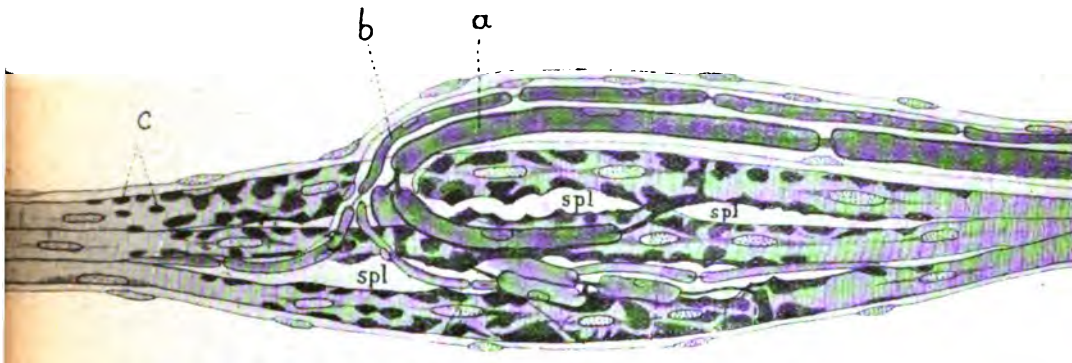


Fig. 13. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire de Pigeon.
Méthode à l'or de LŒWIT-CIPOLLONE.

a, grosse fibre nerveuse à myéline fournissant la terminaison sensible ; *b*, petite fibre nerveuse à myéline pénétrant avec la précédente et fournissant les terminaisons motrices (en dehors de la figure) ; *c*, renflements terminaux de l'arborisation sensitive, artificiellement séparés (neurocoques) ; *spl.*, espace intra-capsulaire.

D'après CIPOLLONE (1897).

Là, cependant, les fibres musculaires se renflent légèrement et se colorent intensément par le chlorure d'or (CIP.).

Eu égard à la disposition de la capsule et de la terminaison sensible, GIACOMINI distingue deux variétés : les fuseaux unifasciculaires et bifasciculaires ont une capsule très mince et très longue, une forme à peine renflée et une terminaison sensitive très étendue. Les fuseaux comprenant plus de deux fibres musculaires ont une capsule plus épaisse et moins longue (d'où résulte une forme très renflée) et une terminaison nerveuse plus circonscrite, trois ou quatre fois moins étendue que celle des fuseaux de l'autre variété. Variétés des fuseaux.

On rencontre des fuseaux qui ont deux ou trois zones distinctes et successives d'innervation sensitive (CIP., GIAC.).

Nerfs et terminaisons sensitives.

Sauf l'étendue en longueur, le dispositif terminal sensitif est le même dans tous les cas. Il est fourni par une ou deux grosses fibres myéliniques, qui abordent la région capsulaire en un point quelconque. La gaine de Henle se fusionne avec la capsule. La fibre à myéline se divise et se subdivise, à l'intérieur de la capsule, en un bouquet de fibres myéliniques courtes qui divergent et s'insinuent par des trajets variés entre les fibres musculaires. Naturellement, ce bouquet préterminal est d'autant plus riche que le nombre des fibres musculaires qu'il dessert est plus grand. Dans les fuseaux uni- et bifasciculaires, l'arborisation terminale est parfois fournie par une fibre à myéline qui chemine parallèlement aux fibres musculaires, et abandonne à chaque étranglement annulaire une branche amyélinique (Giac.).

Chaque branche myélinique terminale se continue avec une fibre nue, qui s'accole à une fibre musculaire et la suit plus ou moins loin. De ces fibres nues se détachent des ramifications qui enlacent les fibres musculaires, et présentent sur leur trajet et à leur extrémité des élargissements polymorphes très nombreux.

Nerfs et terminaisons motrices.

Les fibres musculaires fusales reçoivent des terminaisons motrices, situées en dehors de la région capsulaire. Ces terminaisons auraient, pour Cipollone, la même forme que les plaques motrices ordinaires des Oiseaux, tandis que, pour Giacomini, elles se rapprochent beaucoup des terminaisons en grappe. Au lieu d'être fournies par des fibres nerveuses à trajet absolument indépendant de celui du nerf sensitif, comme c'était le cas des animaux étudiés jusqu'ici, ces terminaisons motrices des Oiseaux sont très fréquemment fournies par des fibres myéliniques grêles qui accompagnent les grosses fibres sensitives dans la même gaine de Henle, pénètrent avec ces dernières dans la capsule, et gagnent de là les régions extra-capsulaires du fuseau.

QUATRIÈME SECTION

FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES DES MAMMIFÈRES (1)

§ Ier. — Nombre des fuseaux dans les muscles.

Nombre absolu des fuseaux dans les muscles.

Nous n'avons que peu de renseignements sur le nombre absolu des fuseaux neuromusculaires.

Kühne (1863-*b*) estima ce nombre à 1 p. 100 des fibres muscu-

(1) Les fuseaux des Mammifères ont été étudiés par une foule d'auteurs Non compris les observations purement anatomopathologiques ou expérimentales dont il sera ultérieurement question, et qui n'ont d'ailleurs presque rien appris au sujet

laires ordinaires, chez la Souris (1), proportion difficile à apprécier exactement et qui paraît trop forte (Baum, 1899).

Félix (1889) a compté soixante-neuf fuseaux dans le biceps brachial d'un fœtus humain (2).

Kœlliker (1889) compta quinze fuseaux dans chaque ventre du muscle omo-hyoïdien, chez un garçon de quatre ans.

Morpurgo (1897) trouva que le muscle couturier du Rat contient huit fuseaux en nombre égal de chaque côté (3).

Cipollone (1897) en compta dix-neuf dans le ptérygoïdien externe d'un lapin et quarante dans le masseter du même animal (4).

Huber (1902) a étudié le nombre et la distribution des fuseaux dans les muscles intercostaux du Chat (5). Dans les six premiers espaces intercostaux, il a trouvé de soixante à cent fuseaux pour chaque espace; du septième au dixième espace, les fuseaux étaient un peu moins nombreux ; il y en avait vingt-huit dans le onzième et dix-huit dans le douzième. Les fuseaux n'ont pas de groupement particulier et sont à peu près également répartis entre les intercostaux externes et internes.

Variations numériques apparentes.

Si l'on considère un même muscle, on constate que le nombre des fuseaux, apprécié sur des coupes transversales faites au même niveau, subit de grandes variations, dans certaines conditions physiologiques et pathologiques.

de la structure proprement dite des fuseaux, voici l'énumération de ces travaux, avec les espèces animales auxquelles ils se rapportent.

Kühne (1863-*a*), Rat blanc, découverte des fuseaux unifasciculaires chez les Mammifères; (1863-*b*), Rat, Souris ; (1864), Lapin, simple mention. — Golgi (1880), Homme et Mammifères divers non spécifiés. — Roth (1880), Homme, Chat, Chien, Lapin. — Bremer (1883), Souris, simple mention. — Babinski (1886, 1889), Homme. — Cattaneo (1887), Homme et Mammifères divers. — Kerschner (1888-*a*), espèces précédentes, Loir, Porc, Bœuf, Chimpanzé ; (1888-*b*). — Félix (1888, 1889), Homme. — Ramon y Cajal (1888), Lapin, Cobaye, Rat, simple mention. — Kœlliker (1889), Homme et Mammifères divers — Franqué (1890), Homme. — Pilliet (1890), Homme. — Oxanoff (1890), Homme, Chien. — Trinchese (1891), *Myovus avellanarius*. — Christomanos et Stroessner (1891), Homme. — Kerschner [Ebner (1892)], Kerschner (1893, 1894), espèces non spécifiées. — Thanhoffer (1892), Souris et Mammifères non spécifiés. — Ruffini (1892, 1893), Chat, Homme. — Forster (1894), Homme. — Sherrington (1894), Singe (sp. ?), Chat. — Weiss et Dutil (1895, 1896), Cobaye, Lapin, Chat. — Ruffini (1896, 1897, 1898), Chat. — Langhans (1897), Homme. — Batten (1897), Homme ; (1898), Chien. — Cipollone (1897, 1898), Lapin, Cobaye, Chien, Homme. — Huber et de Witt (1898), Chien, Chat, Lapin, Cobaye, Rat. — Poloumordwinoff (1898), Lapin, Cobaye. — Ruffini (1899). — Baum (1899), Homme et Mammifères divers. — Crevatin (1901), Chat, Souris, Porc-épic, Renard. — Ruffini et Picconi (1901), Homme. — Dogiel (1901, 1903), Homme, Singe, Chien, Lapin, Cobaye, Chat. — Forster (1902), Homme. — Huber (1902), Chat.

Dans cette liste, des travaux d'une importance capitale voisinent avec d'autres dont la valeur est insignifiante et que nous ne citons que pour être complets.

(1) Dissociation des muscles frais dans du sérum sanguin camphré.

(2) Dissociation des muscles bouillis.

(3) Dissociation des muscles macérés dans l'acide salicylique.

(4) Méthode de Löwit-Fischer à l'acide formique et au chlorure d'or, avec modifications indiquées par l'auteur.

(5) Méthode de Sihler.

Age.

Ce nombre est très considérable chez le fœtus (de six à neuf mois, chez l'Homme), moindre chez le nouveau-né, moindre encore chez l'adulte sain. Cette constatation a été faite par Félix (1889) pour la première fois. Christomanos et Strössner (1891) ont montré que la diminution du nombre des fuseaux, au fur et à mesure que les sujets avancent en âge, n'est qu'*apparente*.

Amaigrissement.

Le nombre des fuseaux paraît augmenter lorsque le volume du muscle diminue par amaigrissement ; ce fait a été constaté pour la première fois par Eisenlohr (1876), puis par Fraenkel (1878) et une foule d'auteurs (Roth, 1880 ; — Pilliet, 1890 ; — Christomanos et Strössner, 1891 ; — Weiss et Dutil, 1896 ; — etc.). On a souvent fait remarquer que l'étude des fuseaux est particulièrement facile dans les muscles atrophiés ou simplement amaigris. De même que la diminution du nombre des fuseaux quand l'âge augmente a été interprétée (Félix) en faveur de la théorie qui faisait des fuseaux des centres de production de nouvelles fibres musculaires (théorie de Weismann-Kœlliker), — de même l'augmentation de leur nombre dans l'atrophie musculaire, quelle qu'en soit la cause, a servi d'argument aux auteurs qui ont considéré les fuseaux comme des productions pathologiques.

Hypertrophie musculaire.

Morpurgo (1897) a constaté que, lorsqu'on détermine expérimentalement l'hypertrophie dite d'activité, en soumettant les muscles d'un animal (Chien) à un exercice physiologique progressif (1), le nombre absolu des fuseaux neuromusculaires reste le même, quelque augmentation de volume que subisse le muscle.

Fixité numérique réelle des fuseaux.

On sait aujourd'hui (Christomanos et Strössner, 1891) que toutes ces variations numériques des fuseaux sont *apparentes*. Le nombre absolu des fuseaux dans un muscle reste très probablement invariable pendant toute la durée de l'existence, depuis le milieu de la vie intra-utérine (2). Mais le volume total du muscle est susceptible de varier beaucoup par l'augmentation ou la diminution du nombre, et surtout du diamètre des fibres musculaires ordinaires. Les fuseaux sont donc plus ou moins écartés et paraissent par suite moins ou plus nombreux. Il peut même arriver que, dans les muscles atrophiés par suite d'un processus pathologique quelconque ne retentissant pas

(1) Morpurgo faisait parcourir quotidiennement à des chiens un nombre progressif de kilomètres, en les obligeant à courir dans une roue suspendue et tournante. Il a montré que l'accroissement de volume du muscle, dans l'hypertrophie d'activité, est dû non pas à l'augmentation du nombre des fibres, mais à l'accroissement de leur diamètre.

(2) La loi de la constance du nombre des fuseaux dans un muscle n'est exacte qu'approximativement, à cause des variations individuelles.

sur les fuseaux (par ex., atrophie musculaire myélopathique), ces organes restent seuls intacts, les fibres musculaires ordinaires ayant entièrement disparu.

Variations numériques individuelles et spécifiques.

Il y a toutefois des variations numériques des fuseaux d'ordre individuel. Le muscle peaucier thoracique de la Grenouille permet de s'en rendre compte aisément ; il contient de 2 à 5 fuseaux. Ce sont ces variations individuelles qui induisirent en erreur Kœlliker (1862, 1889) et lui firent croire à des variations saisonnières.

Il existe aussi très probablement des variations d'ordre spécifique, encore très mal connues. C'est ainsi que le Chat paraît être plus richement pourvu de fuseaux que le Lapin et le Cobaye (Weiss et Dutil, 1896). Il est très vraisemblable que le nombre des fuseaux est plus considérable chez les animaux dont le sens musculaire est très développé, comme le Chat. Nous allons voir en effet que, pour une espèce donnée, les fuseaux prédominent dans les muscles affectés aux mouvements délicats qui exigent une coordination et une souplesse d'appropriation au but particulièrement précises.

Abondance comparée des fuseaux dans les muscles.

On a trouvé des fuseaux neuromusculaires dans presque tous les muscles striés : il est inutile que nous énumérions les observations positives. Mais la richesse des muscles en fuseaux, dans une espèce animale donnée, est assez variable. D'une manière générale, les fuseaux sont plus nombreux dans les muscles des membres que dans ceux du tronc, du cou et de la tête ; ils sont aussi plus nombreux dans les membres thoraciques que dans les membres pelviens. Dans un membre, ils sont généralement d'autant plus nombreux qu'on considère un muscle plus éloigné de la racine du membre. Ces règles générales souffrent de nombreuses exceptions. La connaissance exacte de la répartition des fuseaux dans les divers muscles du corps serait fort intéressante au point de vue de la physiologie. Malheureusement nous manquons, sur ce sujet, de renseignements suffisamment étendus et précis (1).

Muscles dépourvus de fuseaux.

Certains muscles ont eu, d'autres ont encore la réputation d'être complètement dépourvus de fuseaux. Cette question mérite d'être examinée de près.

(1) Kühne (1863-*b*) trouve que les muscles thoraciques et abdominaux sont plus riches en fuseaux que ceux des extrémités, chez la Souris, ce qui paraît inexact. — Frænkel (1878) trouve les fuseaux particulièrement nombreux dans les muscles de l'eminence thénar, de l'Homme. — Onanoff (1890) dit qu'ils sont très abondants dans les muscles intrinsèques de la main, les fléchisseurs des doigts et de la main, le quadriceps fémoral. — Sherrington (1894) en a trouvé beaucoup sous l'aponévrose du vaste interne de la cuisse. — Les muscles de la plante du pied contiennent beaucoup de fuseaux (Forster, 1894, — Sherrington, 1894, — Huber et De Witt, 1898, etc.). — Voir aussi Baum (1899).

Muscles oculaires.

Beaucoup d'auteurs ont cherché en vain les fuseaux dans les muscles oculaires (Frænkel, 1878; — Sherrington, 1894, 1897; — Batten, 1897; — Cipollone, 1897; — Baum, 1899; — etc.). Cependant Siemerling (1888-*a*) décrivit dans un muscle droit inférieur d'un homme, muscle qui avait subi une atrophie considérable, un corps qu'il considéra comme un fuseau. Malgré ce fait, d'interprétation d'ailleurs un peu incertaine, l'absence de fuseaux dans les muscles oculaires était considérée, jusqu'à ces derniers temps, comme un fait acquis. On opposait même l'absence des fuseaux à la richesse de ces mêmes muscles en organes de Golgi (qui ont été spécialement étudiés dans les muscles oculaires par Marchi, 1881) et on déduisait, de ces deux faits ainsi rapprochés, des considérations physiologiques intéressantes sur le rôle respectif des fuseaux et des organes de Golgi dans la coordination musculaire. Mais Crevatin (1900) figura une terminaison nerveuse spirale typique d'après une préparation de muscle droit de l'œil d'un Bœuf. Ultérieurement, le même auteur (1901-*b* et 1902) a confirmé ce fait d'une manière définitive, pour plusieurs espèces de Mammifères. Les muscles de l'œil sont donc à rayer de la liste des muscles sans fuseaux.

Muscles de la langue.

Dans les muscles de la langue, Sherrington (1894), Batten (1897), Cipollone (1897) et Baum (1899) n'ont pas vu de fuseaux. Mais Franqué (1890) en a vu une fois chez l'Homme, Pilliet (1890) en a trouvé chez le Chat adulte et Forster (1894) en a rencontré constamment dans les muscles hyoglosse et génioglosse de l'Homme (treize fuseaux dans une coupe transversale de ce dernier muscle).

Diaphragme, muscles du larynx, etc.

Plusieurs auteurs, depuis Batten (1897), ont avancé qu'il n'y a pas de fuseaux dans le diaphragme. Mais Dogiel (1901) en a trouvé (et figuré) chez plusieurs espèces de Mammifères.

Les muscles du larynx ne contiennent pas de fuseaux (Sherrington, 1897; — Cipollone, 1897; — Baum, 1899).

Cavalié (1902-*b*) n'a pas rencontré de fuseaux dans le muscle cremaster. Le muscle strié œsophagien n'est signalé, à ce point de vue, par aucun auteur. Ces deux muscles sont, comme on le sait, totalement soustraits à la volonté.

Cipollone (1897), qui a étudié avec soin les muscles peauciers faciaux (chez le Lapin seulement), n'y a jamais vu de fuseaux. Baum (1899) a confirmé ce résultat négatif, et l'a étendu aux muscles du pavillon de l'oreille, au muscle laryngo-pharyngien, aux deux ventres du digastrique, au stylo-hyoïdien, aux muscles ischio-caverneux et bulbo-caverneux. Il y en a, au contraire, dans les muscles

masticateurs. Il y a lieu de remarquer que la section du trijumeau sensitif amène cependant des troubles dans les mouvements faciaux, troubles qui sont attribuables à l'abolition des sensations provenant de ces muscles (Ch. Bell, 1830).

En tenant compte des contradictions et de l'insuffisance des observations négatives, il paraît juste de considérer comme une loi l'existence de fuseaux neuromusculaires, en abondance variable, dans la plupart des muscles striés volontaires.

§ II. — Situation dans les muscles, rapports, formes et dimensions des fuseaux.

Rapports des fuseaux avec les tendons.

Les fuseaux ne sont pas distribués d'une manière homogène dans la masse d'un muscle. Presque tous sont situés au voisinage des insertions tendineuses (tendons proprement dits, expansions tendineuses intramusculaires et aponévroses d'insertion). La première mention de cette loi a été faite par Cattaneo (1887) et elle a été confirmée par tous les auteurs postérieurs (Kœlliker, 1889; — Pilliet, 1890; — Christomanos et Strössner, 1891; — etc.).

Forster (1894) distingue quatre modalités des rapports entre les fuseaux et les tendons : *a*) le fuseau est situé complètement dans le muscle; les fibres musculaires fusales s'insèrent sur le tendon après être sorties de la capsule du fuseau; *b*) le fuseau confine au tendon par une de ses extrémités; l'insertion tendineuse des fibres musculaires fusales se fait soit dans la capsule même, soit immédiatement à sa terminaison; *c*) une extrémité du fuseau dépasse plus ou moins la ligne d'insertion des fibres musculaires voisines; le fuseau est partiellement intratendineux (1); *d*) le fuseau est tout entier situé en plein tendon; Forster n'a observé ce cas qu'une seule fois.

Un assez grand nombre de fuseaux sont situés à une distance plus ou moins grande des tendons, en plein corps charnu du muscle. Il est probable que ces fuseaux s'insèrent, par une de leurs extrémités, sur un septum fibreux voisin.

Beaucoup d'auteurs ont remarqué que les fuseaux, principalement ceux qui sont situés dans la masse charnue du muscle, sont longés par un troncule nerveux de grosseur variable, ou par une artère (Frænkel, 1878; etc.).

(1) Ce fait, signalé auparavant par Kerschner (1888-*a*), est à rapprocher de la constatation faite par Renaut (1878) chez la Grenouille. Dogiel (1901) a aussi rencontré, dans les muscles plats de l'abdomen, des fuseaux musculaires intratendineux, qui ne touchaient le muscle que par une de leurs extrémités.

Direction des fuseaux.

Ordinairement la direction des fuseaux est parallèle à celle des fibres musculaires voisines ; mais, lorsque le fuseau est à distance du tendon, il n'est pas rare que sa direction soit oblique (Forster, Sherrington, 1894). Cela nous paraît tenir à ce qu'il va prendre son insertion tendineuse sur un septum fibreux voisin, tandis que les faisceaux secondaires ambiants continuent leur marche plus loin.

Rapports avec les faisceaux secondaires.

Les rapports des fuseaux avec les faisceaux secondaires ambiants s'apprécient aisément sur les coupes transversales du muscle. Le plus souvent les fuseaux siègent dans les travées connectives qui séparent les uns des autres les faisceaux secondaires, soit entre deux de ces faisceaux, soit au point de rencontre de trois ou quatre d'entre eux (Golgi, Roth, 1880).

Mais il n'est pas rare de les trouver inclus dans l'aire même d'un faisceau secondaire (Frænkel, 1878 ; — Christomanos et Strössner, 1891, etc.). Dans ce dernier cas, tantôt ils occupent un angle de l'aire du faisceau qui paraît alors tronqué, tantôt ils sont environnés de toutes parts par les fibres musculaires communes (ce qui est assez rare). Quoi qu'il en soit, le fuseau est toujours en relation avec les espaces conjonctifs périfasciculaires, au moins par des travées conjonctives qui lui amènent ses vaisseaux et ses nerfs.

Rapports avec les organes de Golgi.

Par le fait même de leur situation de prédilection dans la zone musculotendineuse, les fuseaux sont souvent au voisinage immédiat d'organes de Golgi. Cattaneo (1887) a signalé des cas où le tendon d'un fuseau se fusionne avec celui d'un organe de Golgi (*fig. 14*). Weiss et Dutil (1896) ont observé une fois un fuseau neuromusculaire et un organe de Golgi qui recevaient chacun une branche de bifurcation de la même fibre nerveuse. Nous verrons que cette observation a une assez grande importance pour la signification physiologique du fuseau.

Fuseaux unifasciculaires et plurifasciculaires.

Les fuseaux des Mammifères sont tantôt *unifasciculaires* (Kühne, 1863-*b.*, Dogiel, 1901), tantôt et le plus souvent *plurifasciculaires*. La première catégorie est représentée surtout chez les petits Mammifères (Souris, Lapin) ; elle n'a pas été signalée chez l'Homme. Les fuseaux plurifasciculaires, beaucoup mieux connus, sont de dimensions très variables. Ceux de l'Homme sont parmi les plus volumineux qui aient été étudiés.

Ces organes ont une configuration généralement fusiforme, d'ailleurs inconstante et irrégulière. L'augmentation localisée du diamètre transversal est due principalement à la capsule, et accessoirement à la largeur de l'espace libre intracapsulaire et à la terminaison nerveuse sensitive.

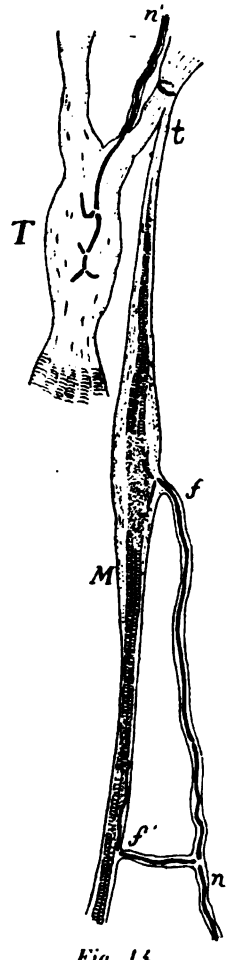


Fig. 14.
Rapports d'un fuseau neuromusculaire avec un organe musculo-tendineux de Golgi, chez le Lapin.

M, fuseau; T, organe de Golgi, à tendon bifurqué; *t*, tendon du fuseau, se fusionnant avec un des tendons de l'organe de Golgi; *n*, fibre nerveuse sensitive du fuseau, l'abordant par deux branches *ff'* qui donnent chacune une terminaison distincte; *n'*, fibre nerveuse se terminant dans l'organe de Golgi.
Gr. = 52 d. environ.
D'après CATTANEO (1888).

Parmi les fuseaux plurifasciculaires, nous distinguerons les *fuseaux simples* et les *fuseaux complexes*. Les fuseaux simples ne possèdent qu'un seul faisceau de Weismann, et qu'un seul renflement capsulaire le long de ce faisceau. Les fuseaux complexes présentent soit plusieurs faisceaux de Weismann, plus ou moins distincts (*fuseaux juxtaposés*, ou *composés*), soit plusieurs renflements capsulaires disposés à la suite les uns des autres (*fuseaux à renflements successifs*); on peut rencontrer les deux variétés de fuseaux complexes combinées.

Fuseaux simples et fuseaux complexes.

Les fuseaux complexes composés ne sont pas simplement des fuseaux devenus voisins les uns des autres. Ce sont des fuseaux plus ou moins complètement soudés dans leur région capsulaire (CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891; — FORSTER, 1894; — SHERRINGTON, 1894; — BATTEN, 1897, etc.). Ils sont presque toujours doubles; mais on en a rencontré exceptionnellement de triples et même de quadruples. Suivant la manière dont se comportent les faisceaux de fibres fusales, les capsules et les espaces périfasciculaires, on pourrait en distinguer plusieurs variétés.

Fuseaux complexes composés.

Les fuseaux à renflements successifs sont communs (KŒLLIKER, 1889; — FORSTER, 1894; — BATTEN, 1897; — BAUM (1), 1899, etc.); on a observé jusqu'à trois renflements. Tantôt

Fuseaux complexes à renflements successifs.

(1) BAUM (1899) appelle improprement *fuseaux composés* les fuseaux à renflements successifs.

Le même auteur a observé une fois dans le muscle omohyoïdien de l'Homme un fuseau à renflements successifs ayant, d'après l'étude des coupes sériées, la constitution suivante. Trois fibres musculaires forment un *premier renflement capsulaire* ayant 0,7 mill. de longueur. Après la disparition de la première capsule, quatre nouvelles fibres musculaires s'adjoignent aux précédentes et forment un *deuxième renflement capsulaire* de 1,95 mill. de longueur. Après disparition de la deuxième capsule, il se forme un *troisième renflement capsulaire* ayant 2,2 mill. de longueur. Ces trois renflements successifs sont séparés par deux régions musculaires nues, ayant: la première, 1,5 mill. et la deuxième 2,5 mill. de longueur.

les renflements capsulaires sont indépendants l'un de l'autre, tantôt les capsules se touchent. Chaque renflement correspond à une zone de terminaisons nerveuses sensitives.

Les fuseaux complexes paraissent être fréquents chez l'Homme.

Tableau des dimensions des fuseaux.

		LONGUEUR (millim.)	LARGEUR (millim.)	
Kœlliker, 1889.	Enfant de 4 ans. Muscle. omohyoïdien.	7,4		Ce fuseau recevait 8 rameaux nerveux sur plusieurs renflements successifs.
Christomanos et Strössner, 1891.	Homme, âges divers. Muscle couturier.	2,5 à 3	0,046 à 0,260	Méthode des coupes sériées.
Forster, 1894.	Homme, un fuseau : moyenne :	10,36 de 0,8 à 13	0,1 à 0,15	Méthode des coupes sériées.
Sherrington, 1894	Chat, Singe.	de 0,75 à 4	de 0,080 à 0,200	
Batten, 1897.	Homme, dimensions maxima.	11,7	0,5	
Batten, 1898.	Chien.	3 à 4	0,16 (max.)	
Baum, 1899.	Homme adulte.	2 à 10	0,08 à 0,25 max. : 0,40	
—	Souris (moy.):	1,7		
—	Hérisson (moy.):	1,5		

Dimensions des fuseaux.

On comprend aisément que les dimensions transversales et longitudinales des fuseaux soient très variables, en raison des particularités que nous venons de signaler. Le diamètre transversal est facilement appréciable sur les coupes. Il n'en est pas de même de la longueur. Il y a lieu, en effet, de distinguer la longueur totale du faisceau de fibres musculaires fusales et la longueur de la région capsulaire. Malheureusement cette distinction n'a pas toujours été faite et fréquemment on ne sait pas à quoi rapporter les chiffres donnés. La

longueur de la région capsulaire s'apprécie assez aisément soit sur des fuseaux dissociés, soit d'après des coupes transversales sériées d'épaisseur connue. La longueur totale, au contraire, est presque toujours très difficile à préciser, parce qu'il est malaisé d'obtenir des fuseaux dissociés d'une insertion tendineuse à l'autre, et parce que la partie extracapsulaire des fibres musculaires fusales se distingue difficilement des fibres ordinaires, dans les coupes sériées (1).

Voir ci-avant un tableau comparatif de quelques-uns des chiffres indiqués par divers auteurs.

§ III. — Les fibres musculaires fusales.

Les fuseaux unifasciculaires des Mammifères ne nous occuperont guère parce qu'ils n'ont pas été étudiés depuis Kühne (1863, 1866) et qu'ils ne semblent pas posséder des particularités structurales importantes.

Faisceau de Weismann. Ses trois régions.

Les fuseaux plurifasciculaires comprennent un nombre de fibres musculaires très variable ; ces fibres sont groupées en un faisceau (*faisceau de Weismann*). Quel que soit leur nombre, il y a lieu de distinguer au faisceau trois régions.

Région capsulaire.

La région médiane est enveloppée par la capsule lamelleuse; elle est en rapport avec les terminaisons nerveuses sensitives ; nous l'appellerons *région capsulaire* ou *intravaginale*. Les régions extrêmes sont *extracapsulaires* ou *extravaginales*. Les terminaisons nerveuses motrices siègent soit en dehors de la capsule, soit en dedans d'elle, près de ses extrémités.

Région musculaire nue.

Presque toujours — sinon constamment — le renflement capsulaire est beaucoup plus rapproché de l'une des extrémités du faisceau de Weismann que de l'autre. Les deux régions extracapsulaires ne sont donc pas identiques. L'une est constituée, sur une longueur relativement grande, par des fibres musculaires nues, qui vont prendre leur insertion loin de la capsule, avec les fibres musculaires ordinaires voisines ; nous l'appellerons *région musculaire nue* du faisceau. L'autre région confine à l'insertion tendineuse.

Les fibres musculaires sorties de la capsule n'ont qu'un trajet généralement court à parcourir avant de se terminer. Dans beaucoup de cas même leur insertion tendineuse a lieu à l'intérieur de la capsule ;

(1) D'après Christomanos et Strössner (1891), qui ont fait des recherches comparatives sur le fœtus, le nouveau-né et l'homme adulte, la longueur du fuseau augmente avec la taille de l'individu.

de sorte que cette extrémité du renflement capsulaire se continue avec un petit tendon. Cette dernière région mérite donc de recevoir, suivant les cas, les noms de *région juxtatendineuse* ou *tendineuse* du fuseau. Quant aux deux extrémités de la capsule ou de la région capsulaire du faisceau de Weismann, on peut les appeler simplement *extrémité musculaire* et *extrémité juxtatendineuse*. Il est bien entendu, d'ailleurs, que dans les cas, qui semblent rares, où la région capsulaire est située à distance sensiblement égale des deux insertions du faisceau, les distinctions précédentes perdent leur valeur (1).

Région tendineuse

La région extracapsulaire musculaire est encore mal connue. Cependant en suivant avec attention les coupes successives d'un fuseau coupé en série sur une longueur suffisante, on peut arriver à reconnaître les fibres musculaires fusales au delà de la capsule. Le petit faisceau qu'elles forment est parfois individualisé par une enveloppe de tissu conjonctif lâche ; d'autres fois il fait partie intégrante d'un faisceau secondaire quelconque. Les fibres ont à peu près le même diamètre que leurs voisines, dont elles ne se distinguent, dans les muscles blancs, que par quelques particularités de structure propres aux fibres des muscles rouges. Elles paraissent partager les insertions des fibres musculaires ordinaires.

A mesure qu'on se rapproche de la capsule en remontant la série des coupes, la gaine de tissu conjonctif devient de plus en plus nette autour du petit faisceau des fibres fusales. Bientôt cette gaine de tissu conjonctif prend un aspect lamelleux ; à partir de ce point, le faisceau de Weismann subit des modifications décrites en détail par Sherrington (1894) chez le Chat et le Singe. En atteignant la région capsulaire, chacune des deux ou trois fibres musculaires se partage longitudinalement, généralement en deux ou trois fibres filles (2). Les

Division des fibres musculaires.

(1) Sherrington (1894) proposa d'appeler régions et extrémités *proximale* et *distale* du fuseau les régions et extrémités que nous venons d'appeler *musculaire* et *tendineuse*. Nous avons trouvé que les dénominations de Sherrington sont arbitraires, inexpressives et prêtent à confusion. Nous abandonnons aussi complètement les expressions d'*équateur* (ou région équatoriale) et de *pôles* du fuseau, qui ont été souvent employées. Le mot *fuseau* ne peut être conserve qu'à la condition de ne point le prendre au sens géométrique et de ne pas attribuer à l'objet qu'il désigne une régularité de formes qu'il n'a jamais.

(2) La première mention de la division longitudinale des fibres musculaires dans la région capsulaire du fuseau des Mammifères a été faite par Kœlliker (1889), qui lui donne la signification antérieurement proposée par lui (Grenouille, 1862) de multiplication véritable du nombre des fibres, puis par Christomanos et Strössner (1891), qui l'ont déduite de l'étude comparative des coupes sériées successives. Kerschner (1888-*a*) la mettait en doute. Forster (1894) a constaté que le nombre des fibres musculaires fusales est de deux à quatre fois plus grand vers le milieu de la région intracapsulaire qu'à ses deux extrémités ; elle conclut de cela à la division des fibres et à leur fusionnement à nouveau à l'extrémité juxtatendineuse (ce qui n'est probablement pas exact ; la diminution du nombre des fibres s'explique tout autre-

fibres filles réunies ont à peu près la même surface de section que la fibre mère qui les a produites, mais tandis que la fibre mère a un contour polygonal, les fibres filles ont chacune un contour circulaire. Les fibres filles subissent ensuite d'importantes modifications structurales sur lesquelles nous reviendrons ; c'est à ce niveau qu'elles entrent en relation avec les terminaisons nerveuses sensitives.

Insertion du faisceau de Weismann.

Continuant de suivre les fibres musculaires fusales dans la même direction, à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité juxta-tendineuse de la capsule, on les voit reprendre peu à peu les caractères structuraux de la région opposée et finalement se continuer avec des fibres tendineuses. L'insertion tendineuse des fibres musculaires se fait à un niveau variable par rapport à la capsule, tantôt en dedans, tantôt en dehors de celle-ci. Les fibres musculaires d'un même faisceau se terminent individuellement à des niveaux différents (Kerschner, 1888-*a*; Kœlliker, 1889 ; Christomanos et Strössner, 1891 ; Forster, 1894 ; etc.).

En tout cas l'insertion tendineuse du faisceau de Weismann, la plus rapprochée de la capsule, se fait ordinairement par un petit tendon distinct (Golgi, 1880 ; Cattaneo, 1887, etc.) sur lequel se prolonge la capsule lamelleuse dans les cas d'insertion tendineuse intracapsulaire.

Nombre des fibres musculaires.

Le nombre des fibres musculaires fusales non seulement varie beaucoup d'un fuseau à l'autre (1), mais encore n'est pas constant dans le même fuseau, tant par suite de la division longitudinale des fibres mères en fibres filles que par suite de la terminaison des fibres à des niveaux différents.

ment par la terminaison précoce d'une partie d'entre elles). La division des fibres fusales a été admise par Batten (1897, Homme ; 1898, Chien); Ruffini (1896-1898, Chat); Huber et de Witt (1898). Au contraire Cipollone (1898), sans mettre en doute les observations de Sherrington, n'a pas pu les confirmer d'après ses propres dissociations. Baum (1899), étudiant des coupes sériées, nie formellement la bifurcation (et inversement le fusionnement à l'autre extrémité) des fibres musculaires fusales ; ces fibres seraient autonomes d'une extrémité à l'autre du faisceau et ne se fusionneraient jamais avec des fibres ordinaires (contrairement à Kerschner, 1888-*a*). Les variations très réelles de leur nombre dans le trajet d'un même faisceau s'expliqueraient exclusivement par leur terminaison à diverses hauteurs. Comme on le voit, ces questions de la subdivision et du trajet extracapsulaire des fibres fusales sont encore obscures et exigent de nouvelles recherches. Il y a vraisemblablement des différences dans la manière dont les fibres musculaires fusales se comportent suivant les espèces animales considérées. Quant au fait de la subdivision des fibres musculaires en général à une certaine distance de leur terminaison, il n'est pas extraordinaire et a été signalé plusieurs fois hors le cas des fuseaux.

(1) Chez l'Homme, Frænkel (1878) a vu, par fuseau, de 2 à 7 fibres ; Golgi (1880), de 5 à 8; Roth (1880), de 5 à 15; Kerschner (1888-*a*) rarement plus de 10 ; Baum (1899), de 3 à 20. Chez le Chat et le Singe, Sherrington (1894) a vu de 2 à 12 fibres par fuseau simple, 30 et plus dans des fuseaux composés ou jumeaux. Baum (1899) a trouvé de 5 à 12 fibres chez le Chat, 4 à 5 chez la Souris et le Hérisson.

Fibres accessoires.

Aux fibres musculaires qui traversent la capsule lamelleuse d'une extrémité à l'autre se joignent parfois des *fibres musculaires accessoires ou aberrantes*, qui pénètrent obliquement à travers la capsule à un niveau quelconque, soit isolément (*fig. 17, c*), soit par petits groupes (Christomanos et Strössner, 1891; Forster, 1894). Lorsque ces

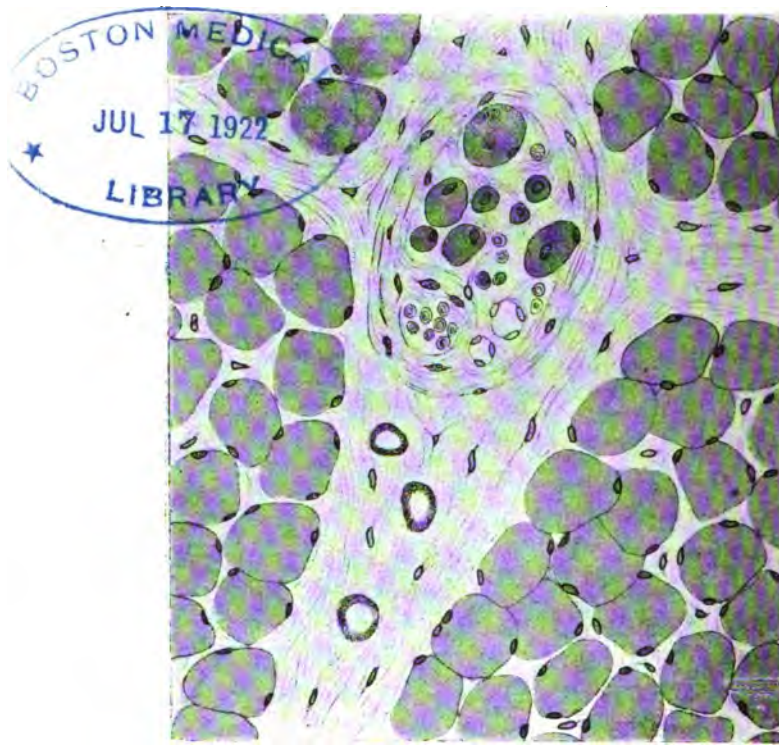

BOSTON MEDICAL
JUL 17 1922
LIBRARY

Fig. 15. — **Fragment de coupe transversale d'un muscle d'Homme adulte, montrant un fuseau neuromusculaire.**

Ce fuseau est situé dans un espace conjonctif interfasciculaire, entre quatre faisceaux secondaires. Il comprend (en ce point) huit fibres musculaires de diamètres inégaux. On voit un troncule nerveux engagé dans la capsule, des fibres nerveuses isolées et deux vaisseaux capillaires. L'étroitesse de l'espace périfasciculaire montre que la coupe a porté vers une des extrémités de la région capsulaire.

D'après Golgi (1880).

fibres supplémentaires forment un faisceau, on est en présence d'un fuseau composé, à trois chefs divergents, variété de fuseaux jumeaux. Baum (1889) a aussi signalé des fibres musculaires ordinaires qui sont englobées dans la capsule sur une certaine longueur, mais qui n'entrent pas dans la constitution du faisceau de Weismann.

Diamètre des fibres musculaires fusales.

Une des particularités les plus remarquables des fibres musculaires fusales, déjà signalée par Kühne (1863-*a* et *b*), c'est leur faible diamètre, qui dans un muscle d'adulte, les fait reconnaître du premier coup (*fig. 15*). Ce caractère n'existe, pour Sherrington (1894), que dans la région capsulaire, après la division longitudinale des fibres mères. Celles-ci, en dehors de la capsule, auraient le même diamètre que les fibres communes. Christomanos et Strössner (1891) signalent aussi la difficulté de reconnaître les fibres fusales en dehors de la capsule. Dans la capsule, les fibres musculaires sont loin d'avoir le même diamètre ; quelques-unes sont presque aussi grosses que les fibres ordinaires (peut-être parce qu'elles ne sont pas encore divisées?) ; d'autres sont très grêles (2 à 3 μ). Voici, d'après Christomanos et Strössner (1891), l'épaisseur comparée des fibres musculaires fusales et ordinaires aux différents âges, chez l'Homme :

Age	Épaisseur moyenne des fibres musculaires (en millimètres) Fibres ordinaires	Fibres fusales
Fœtus (24 centim.)	0,00675	0,009
Nouveau-né (50 centim.). .	0,01125	0,009
Enfant de neuf ans, maigre.	0,013 à 0,018	0,01237
Adulte	0,0315	0,0135 (1)

Il ressort de ce tableau que les fibres fusales, plus grosses que les fibres ordinaires vers le sixième mois de la vie intra-utérine, sont légèrement plus petites que ces dernières à la naissance, et plus de moitié moins grosses à l'âge adulte.

Renflement sensitif des fibres musculaires.

Dans leur trajet intra capsulaire, les fibres musculaires fusales subissent de légères variations de diamètre. Au niveau des points où les terminaisons sensitives s'appliquent étroitement à leur surface (zones improprement appelées équatoriales par beaucoup d'auteurs) elles subissent des modifications remarquables de structure, et se renflent légèrement (Kühne, 1863-*a* ; Weiss et Dutil, 1896, etc.). D'après Baum (1899), le renflement est moins marqué chez les Mammifères que chez les Vertébrés plus inférieurs ; il est cependant très prononcé chez la Taupe (2).

La direction du faisceau de Weismann, dans la capsule, est sensiblement rectiligne. Toutefois, sur les coupes transversales, il est

(1) Baum (1899) indique aussi 12 à 15 μ comme épaisseur moyenne des fibres fusales, chez l'Homme.

(2) Sherrington (1894) dit que les fibres musculaires fusales montrent un léger *rétrécissement* au niveau des terminaisons sensitives. L'avis contraire prévaut.

fréquent de constater qu'il n'occupe pas le milieu de l'espace libre intracapsulaire. Cela tient à des irrégularités de la capsule. HUBER et DE WITT (1898) ont observé des fibres musculaires tordues l'une par rapport à l'autre.

Structure des fibres musculaires fusales

Les fibres musculaires fusales ont des caractères structuraux particuliers qui les distinguent des fibres ordinaires (1). Elles présentent le maximum de différenciation au niveau des terminaisons sensitives. Même en dehors de ces régions, leur protoplasma est plus abondant, leurs colonnettes contractiles sont plus distinctes et leurs stries transversales sont plus écartées (2) que dans les fibres ordinaires des muscles blancs. Outre les noyaux marginaux, elles contiennent aussi des noyaux axiaux plus ou moins nombreux. Ces caractères ont été reconnus, depuis KÜHNE (1863), par tous les auteurs, et ont fait rapprocher ces fibres, non sans raison, des fibres musculaires en voie de développement (faisceaux de fibres incomplètement développées, GOLGI, 1880). KERSCHNER (1888-*a*) a montré le premier que ces fibres musculaires sont à rapprocher de celles des *muscles rouges*. Comme ces dernières, elles brunissent quand on les traite par un mélange d'acide formique et d'acide osmique (réaction de GRÜTZNER et KNOLL), ce qui tient à l'abondance du protoplasma intercontractile. SHERRINGTON (1894) et d'autres auteurs ont confirmé ce fait.

Modifications structurales de la zone sensitive.

Les modifications structurales que subissent les fibres musculaires fusales dans la zone des terminaisons sensitives (*fig. 16*) consistent : *a*) dans une *diminution de la substance contractile* allant jusqu'à sa disparition complète, avec *augmentation corrélative du protoplasma*, et *b*) dans l'*augmentation considérable du nombre des noyaux intérieurs*. Ces modifications ne sont pas brusques, mais se produisent peu à peu en gagnant le centre de la zone sensitive. La longueur de cette zone varie de 100 à 300 μ (3).

Disparition de la substance contractile.

KÜHNE (1863-*a* et *b*), examinant à l'état frais des fibres musculaires de fuseaux unifasciculaires de Souris et de Rat, a eu le mérite de découvrir et de décrire, avec une exactitude presque parfaite, ces modifications structurales. Il vit que la disparition de la substance

(1) On admet généralement que les fibres musculaires fusales ont un sarcolemme, bien que SHERRINGTON (1894) n'ait pas réussi à le voir sur toutes ces fibres.

(2) BATTEN (1897) a compté, chez l'Homme, que dix éléments de la striation transversale d'une fibre fusale correspondent à treize éléments d'une fibre ordinaire.

(3) Dans les fuseaux à renflements successifs, les modifications structurales des fibres musculaires se reproduisent-elles, pour chaque fibre musculaire, au niveau de chacun des renflements? ou bien chaque fibre musculaire ne possède-t-elle qu'une seule région sensitive, et ces régions sont-elles placées à des niveaux différents, ce qui expliquerait les renflements successifs? BAUM (1899) se prononce en faveur de cette dernière manière de voir.

Fig. 16. — Fibre musculaire d'un fuseau (unifasciculaire ?) du psoas d'un Rat. Examen à l'état frais, dans du sérum.

N, grosse fibre nerveuse bifurquée (sensitive); *a*, *a*, points où se terminent les gaines de myéline; *b*, *c*, noyaux dans la région de la terminaison sensitive; les noyaux *c*, vésiculeux et particulièrement transparents (sur la préparation), sont logés dans une masse de protoplasma ne contenant pas de substance contractile; *d*, noyaux axiaux; *e*, *e*, traînées de protoplasma dans l'axe de la fibre musculaire; *f*, noyaux marginaux.
Gr. = 430 d. (environ).
D'après Kühne (1863-*a*).

contractile n'est pas toujours complète. Dans certaines fibres, les colonnettes de Leydig sont interrompues sur toute la largeur, mais à des niveaux différents pour chacune d'elles.

Dans d'autres fibres, il persiste une mince écorce fibrillaire striée sous le sarcolemme (1).

Si on examine cette région de la fibre musculaire en coupes transversales, on lui trouve une grande analogie avec des fibres musculaires embryonnaires (myoblastes) ou des fibres de Purkinje du myocarde (Sherrington). Si la fixation a été imparfaite, le centre de la fibre musculaire est vacuolisé et celle-ci paraît creuse lorsque les noyaux n'ont pas été colorés.

Accumulation de noyaux intérieurs.

Dans le protoplasma délicat, presque hyalin, qui occupe la place de la substance contractile disparue, il y a de nombreux noyaux. A l'état frais (Kühne), ces noyaux sont sphériques, clairs et vésiculeux (*fig. 16*). Le traitement par la méthode de l'or (Cipollone, 1897; Weiss et Dutil, 1896); ou celle de Sihler (Batten, 1898), la fixation par le liquide de Müller (Baum, 1899), etc., déforment ces noyaux, qui, gonflés et devenus contigus les uns des autres, prennent un aspect polyédrique (en mosaïque, ou en calculs biliaires tassés dans la vésicule, dit Baum). Ainsi tassés, ces noyaux constituent une masse compacte, isolable par dissociation (Cipollone), renflée au centre et effilée à ses deux extrémités, qui se prolongent plus ou moins loin dans l'axe de la fibre musculaire. Tous ces

(1) Ces détails ont été confirmés avec des variantes insignifiantes par Cattaneo (1887), Forster (1894, cet auteur n'a pu se convaincre de la disparition totale de la striation), Sherrington (1894), Weiss et Dutil (1896), Batten (1897), Baum (1899), etc.

aspects et d'autres encore (1) sont produits par l'action nocive des réactifs.

Vers les extrémités de la région ainsi modifiée, les noyaux intérieurs s'égrènent peu à peu ; mais il persiste fréquemment une traînée axiale de protoplasma, contenant de distance en distance un noyau (Kühne). Des noyaux axiaux peuvent se rencontrer à une grande distance de la zone des terminaisons sensitives.

On sait, depuis Kerschner (1888, 1893), Ruffini (1892) et Sherrington (1894), que la région ainsi profondément modifiée des fibres musculaires fusales correspond au lieu d'application des terminaisons nerveuses sensitives (principalement des rubans annulospiraux). Mais la signification physiologique de ces modifications structurales si remarquables nous échappe encore complètement.

§ IV. – La capsule lamelleuse (2) et l'espace périfasciculaire.

Disposition générale de la capsule.

La capsule du fuseau, chez les Mammifères, a la même disposition générale que chez les Vertébrés que nous avons précédemment passés en revue. C'est une gaine tubuliforme qui enveloppe complètement le faisceau de Weismann. Séparée de lui, dans la plus grande partie de la région intracapsulaire, par un espace libre (*espace périfasciculaire*), elle se rapproche des fibres musculaires aux extrémités de cette région ; elle se termine en s'appliquant à leur surface et en se continuant peu à peu avec du tissu conjonctif ordinaire. Le faisceau de fibres musculaires fusales traverse donc à peu près axialement l'espace capsulaire plein de liquide et clos de toutes parts ; il est relié à la paroi capsulaire par les nerfs, les vaisseaux et des trabécules conjonctifs.

Sa structure

La structure de la capsule doit s'étudier sur des coupes, principalement transversales, du fuseau. On constate alors qu'elle est formée par deux zones concentriques (Christomanos et Strössner, 1891) : une zone externe, formée de tissu conjonctif, sorte d'adventice, qui

(1) Batten (1898) prit ces noyaux gonflés et juxtaposés (méthode de Sihler, Chien) pour des *cellules* incluses dans la fibre fusale.

Huber et de Witt (1898) sont d'avis que la plupart des noyaux accumulés dans la région des terminaisons sensitives appartiennent non pas aux fibres musculaires, mais au tissu conjonctif. Il y a bien des noyaux dans le tissu conjonctif, mais l'opinion de ces auteurs est erronée.

(2) La capsule lamelleuse des fuseaux des Mammifères a été décrite pour la première fois par Kühne (1863, 1866). Elle a été considérée à tort par Eisenlohr (1876), Fränkel (1878), Millbacher (1882), etc., comme du tissu fibreux pathologique étouffant le faisceau de fibres musculaires (*umschnürte Bündel*). Golgi et Roth (1880) en donnèrent les premières bonnes descriptions.

relie le fuseau aux organes voisins en se continuant avec le tissu conjonctif lâche périfusal, et une zone interne, lamelleuse, ou capsule proprement dite. Celle-ci, importante et caractéristique, est formée de lamelles emboîtées les unes dans les autres en nombre variable, qui présentent tantôt l'aspect de l'enveloppe feuilletée d'un corpuscule de

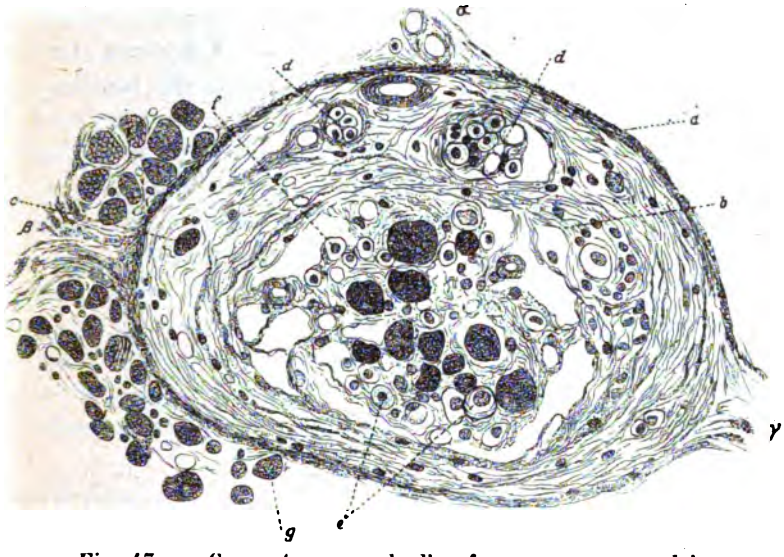


Fig 17. — Coupe transversale d'un fuseau neuromusculaire du muscle couturier chez un enfant de neuf ans.

a, gaine externe, se continuant en α, β, γ, avec le tissu conjonctif interstitiel; *b*, gaine interne, formée de tractus et de lamelles, qui s'étendent jusqu'à l'intérieur de l'espace fusal; *c*, fibre musculaire aberrante, dans la gaine interne; *d*, fascicules nerveux dans la gaine interne: *e*, coupes transversales de fibres nerveuses: isolées dans l'espace capsulaire; *f*, cellules à gros noyau fortement colorable (?): *g*, fibres musculaires extrafusales.
D'après CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891).

Pacini, tantôt celui d'une gaine lamelleuse de nerf (PILLIET, 1890) (1). La texture des lamelles est en général moins serrée à la périphérie qu'au centre. Les lamelles sont reliées par des anastomoses obliques. Leur tissu propre est formé d'une substance amorphe dans laquelle

(1) La comparaison entre la capsule des fuseaux et l'enveloppe des corpuscules de Pacini ou la gaine lamelleuse des nerfs a été faite depuis longtemps (RANVIER, 1878, Reptiles; — GOLGI, 1880, Mammifères). PILLIET (1890-*c*) a particulièrement insisté sur la distinction entre des fuseaux neuromusculaires proprement dits et des corps neuromusculaires à gaine paciniforme. Les premiers auraient une capsule plus mince, à lamelles serrées: les seconds auraient une capsule épaisse ressemblant beaucoup, par la laxité des lamelles, à la zone périphérique des corpuscules de Pacini: en outre, leur forme serait ovoïde. LANGHANS (1897) a signalé, dans certains cas pathologiques, une laxité particulière dans la texture de la capsule. Beaucoup des observations de PILLIET étaient aussi faites sur des sujets pathologiques. Nous ignorons encore la signification exacte de ces variations.

sont noyées des fibrilles connectives extrêmement fines dont la direction n'a pas été étudiée.

Les lamelles sont séparées les unes des autres par des cellules endothéliformes, dont les contours n'ont encore jamais (à notre connaissance) été mis en évidence par les sels d'argent mais dont les noyaux, très plats, sont facilement visibles.

Variations d'épaisseur.

L'épaisseur et le nombre des lamelles sont très variables, suivant les espèces d'animaux et suivant la taille du fuseau. Kerschner (1888-*a*) a trouvé que l'épaisseur de la capsule et le nombre des lamelles vont en croissant du Lapin jusqu'à l'Homme, en passant par le Chien, le Chat, le Porc, le Bœuf et le Chimpanzé. D'après Sherrington (1894) et Ruffini (1898), on trouve dans les fuseaux du Chat de 6 à 8 lamelles.

Le nombre des lamelles et l'épaisseur de la capsule vont en décroissant du milieu de la région capsulaire vers ses extrémités.

Rapports de la capsule avec les fibres fusales.

Nous avons déjà dit qu'à ses extrémités, la capsule amincie s'applique au faisceau de Weismann et se fusionne avec le tissu conjonctif périmysial qui l'entoure. Dans tout son trajet intracapsulaire, le faisceau, également enveloppé et pénétré par du tissu conjonctif lâche, est relié à la capsule par des tractus fibreux fort irréguliers revêtus de cellules plates, endothéliformes.

Dans les fuseaux à renflements successifs, tantôt la capsule disparaît dans les intervalles des renflements (Baum, 1899), tantôt elle s'amincit seulement.

Dans les fuseaux composés, la capsule se comporte de différentes façons. Souvent les fuseaux voisins ont leurs faisceaux de Weismann et leurs espaces périfasciculaires complètement indépendants ; les deux capsules sont seulement soudées sur toute la longueur de la zone de contact. D'autres fois, la cloison séparative est plus ou moins incomplète, de sorte que les espaces périfasciculaires communiquent, les faisceaux de Weismann restant indépendants. Enfin on peut voir des fuseaux dont les faisceaux de Weismann se rejoignent à travers la cloison, pour former un faisceau unique à trois chefs.

Rapports avec les nerfs et les vaisseaux.

Avec les nerfs qui abordent le fuseau, la capsule se comporte de la façon suivante. La gaine de Henle de ces nerfs se fusionne avec la capsule (Kühne, 1863). Les nerfs parcourent dans l'épaisseur de celle-ci un trajet généralement très oblique. Aussi les relations respectives des faisceaux nerveux et de la capsule varient-elles suivant le niveau de la coupe transversale qu'on considère. Il en est de même des artérioles qui pénètrent dans les fuseaux les plus volumineux, ainsi que des veinules et des capillaires.

Espace périfasciculaire.

L'espace périfasciculaire (1) (Golgi, 1880), fusiforme, est limité de toutes parts par la capsule, et clos à ses deux extrémités par l'accolement intime de cette dernière au faiseau de fibres musculaires fusales. Il est traversé d'une extrémité à l'autre par ce faisceau, qui est rectiligne, mais dont la paroi capsulaire se rapproche plus ou moins

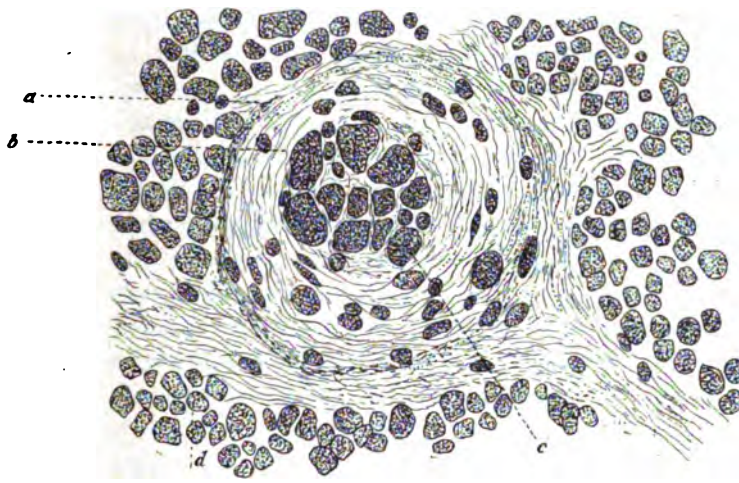


Fig. 18. — Coupe transversale d'un fuseau neuromusculaire du muscle couturier, chez un fœtus humain de 24 centimètres.

a, gaine externe; *b*, gaine interne; *c*, fibres musculaires fusales; *d*, fibres musculaires extrafusales.
D'après Christomanos et Strössner (1891).

suivant les régions. Après s'être accolée au faisceau, la capsule lamelleuse se poursuit sur une certaine longueur avant de se continuer peu à peu avec le tissu conjonctif ordinaire. Il en résulte que les coupes transversales du fuseau montrent ou ne montrent pas d'espace périfasciculaire, suivant la région par laquelle elles ont passé (Golgi, 1880; Kerschner, 1888-*a*, etc.).

L'espace périfasciculaire est cloisonné abondamment par les nerfs et les vaisseaux qui se rendent au faisceau de Weismann (ou qui en partent), ainsi que par des tractus connectifs. Dans les fuseaux composés, nous avons vu que les espaces périfasciculaires sont tantôt distincts, tantôt communicants. Le calibre en est très variable d'un

(1) L'espace perifasciculaire a été décrit pour la première fois, avec précision et exactitude, par Golgi (1880), et figuré par lui en coupe longitudinale et transversale, d'après des préparations de fuseaux de l'Homme.

fuseau à l'autre. Même à distance des extrémités de la capsule, l'espace intra-capsulaire présente fréquemment des alternatives de rétrécissement et de dilatation (Golgi, 1880.)

Cet espace est occupé par un liquide de composition inconnue. Les réactifs fixateurs y déterminent la formation d'un précipité grenu, de nature albuminoïde. Parfois on y rencontre de nombreux leucocytes (Golgi). Cipollone (1897) pense que ce liquide est très consistant, mais n'en donne pas, à notre avis, de raison valable.

L'espace périfasciculaire est-il clos ?

Golgi supposait, en raison de la présence des leucocytes, que l'espace périfasciculaire est en relation avec les vaisseaux lymphatiques (déduction qui n'est plus légitime aujourd'hui). Sherrington (1894) en injectant avec du bleu de Prusse les vaisseaux lymphatiques d'un membre réussit à remplir de couleur la cavité d'un fuseau. Nous ne croyons pas qu'on puisse conclure, de cette observation unique, que l'espace en question est une dépendance des vaisseaux lymphatiques. Forster (1894) et Langhans (1897) pensent, au contraire, qu'il est *hermétiquement clos ;* pour ces auteurs, le liquide contenu dans cette cavité close à paroi inextensible transmet instantanément et intégralement aux fibres nerveuses des terminaisons sensitives les variations de pression. Ce rôle important est hypothétique ; mais l'hypothèse cadre bien avec la constance de la capsule et de l'espace périfasciculaire dans tous les fuseaux, y compris les plus simples de tous, ceux des Reptiles.

§ V. — Les vaisseaux sanguins et le tissu conjonctif lâche des fuseaux.

Vaisseaux sanguins.

Les fuseaux plurifasciculaires des Mammifères sont pénétrés par des vaiseaux sanguins (1).

Les plus petits fuseaux reçoivent des capillaires, les plus gros sont abordés par une ou deux artérioles. Fréquemment une artère chemine en dehors du fuseau, parallèlement à sa direction, et lui abandonne de distance en distance un certain nombre de branches.

Ces vaisseaux décrivent dans la capsule un trajet fréquemment hélicoïdal (Cattaneo), puis traversent l'espace périfasciculaire et

(1) Les premières mentions de ces vaisseaux sont dues à Golgi et à Roth (1880) : ils ont été ensuite sommairement décrits par Cattaneo (1887), Christomanos et Strössner (1891), et mentionnés par la plupart des auteurs suivants. Baum (1899) les a étudiés sur des coupes sériées d'un muscle de lapin injecté.

forment, dans le faisceau de Weismann, un réseau riche de capillaires, à mailles longitudinales.

Tissu conjonctif lâche.

Les fibres musculaires fusales sont séparées les unes des autres par un tissu conjonctif lâche délicat, pauvre en faisceaux collagènes mais riche en cellules fixes, qui devient plus dense dans certains cas pathologiques (LANGHANS, 1897). Ce tissu conjonctif forme autour du faisceau une mince enveloppe revêtue par l'endothélium de la cavité périfasciculaire. SHERRINGTON lui a donné le nom assez impropre de *gaine périaxiale*. Dans certains fuseaux composés à espace périfasciculaire unique, chaque faisceau est limité par son enveloppe connectivo-endothéliale propre (SHERRINGTON).

Cellules vésiculeuses.

On sait que RENAUT (1880) (1) a décrit dans les troncs nerveux, particulièrement chez les Solipèdes, un dispositif particulier de cellules conjonctives modifiées (cellules godronnées), qui prennent place sous forme d'amas plus ou moins volumineux entre les faisceaux nerveux et leur gaine lamelleuse ; il a donné à ces amas le nom de *nodules fibro-hyalins de soutènement intravaginal*.

LANGHANS (1897) a signalé des éléments analogues dans les fuseaux de l'homme. De brèves mentions de KERSCHNER (1888-*a*) et de CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891) se rapportent vraisemblablement au même objet.

§ VI. — Les nerfs du fuseau et leurs terminaisons sensitives.

On sait déjà que deux ordres de fibres nerveuses à myéline, physiologiquement différentes, entrent en relation avec les fuseaux neuro-musculaires : les unes sont sensibles, les autres motrices. Les premières se terminent exclusivement dans la région capsulaire, les secondes portent leur terminaison soit aux extrémités de la région capsulaire soit en dehors de la capsule.

Les fibres motrices abordent parfois le fuseau séparément (cas des terminaisons motrices extracapsulaires) ; mais le plus souvent elles sont mélangées aux fibres sensibles. Les fibres motrices sont toujours plus fines que les fibres sensibles.

SHERRINGTON (1894) a donné une excellente description des nerfs à myéline des fuseaux d'après ses observations chez le Singe et le

(1) J. RENAUT, Sur les cellules godronnées et le système de soutènement intravaginal des nerfs des Solipèdes, *C. R. de l'Acad. des sciences*, 22 mars 1880 ; voir : *Traité d'Histologie pratique*, t. I, p. 346 : t. II, p. 864.

Chat (1). Nous la reproduirons, en faisant toutefois remarquer que cet auteur ne s'est guère occupé du mode de terminaison des fibres nerveuses, et qu'il n'admet pas l'existence de fibres fusales motrices (opinion démontrée fausse aujourd'hui).

Description des fibres nerveuses myéliniques.

Les fibres nerveuses fusales à myéline ont un diamètre de 7 à 18 μ (2). Le plus souvent chaque fuseau (Chat, Singe) reçoit 3 ou 4 fibres à myéline indépendantes. Les fuseaux complexes en reçoivent de 5 à 7. Ordinairement ces fibres nerveuses ne sont pas réunies en un seul faisceau ; elles parviennent au fuseau par des voies séparées, et ceci de deux façons : par *fibres isolées* et par *fascicules nerveux*. Les fibres isolées, ou solitaires, décrivent parfois de longs trajets avant d'aborder le fuseau ; elles sont entourées d'une gaine de Henle très large. Presque toutes les fibres à myéline isolées qu'on rencontre dans les muscles, fréquemment d'une épaisseur inaccoutumée (Kühne), et qui possèdent cette gaine de Henle caractéristique, se rendent aux fuseaux. Elles servent même de guides pour trouver ces derniers (Kühne, 1863, 1866). Les fascicules nerveux destinés aux fuseaux sont composés d'un nombre variable de fibres myéliniques. Ils courent fréquemment parallèlement à la direction du fuseau, accolés à sa capsule, et lui abandonnent de distance en distance des groupes de fibres. Tantôt ces fascicules s'épuisent exclusivement dans le fuseau, tantôt ils vont plus loin, innerver par exemple des organes de Golgi. Les fascicules nerveux (ou du moins le principal d'entre eux) pénètrent souvent près de l'extrémité musculaire de la capsule.

La gaine de Henle des fibres et des fascicules nerveux se fusionne avec la capsule lamelleuse, au point de pénétration du nerf (*fig. 19*). Dans la capsule, les nerfs suivent généralement un trajet oblique. Ils traversent ensuite l'espace périfasciculaire, en cheminant dans un des mésos conjonctifs qui le cloisonnent et ils atteignent ainsi le faisceau de Weismann. Chemin faisant, dans la capsule et l'espace vaginal, les fibres nerveuses ont commencé à subir des bifurcations

(1) La description de Sherrington (1894), pour le trajet myélinique des fibres nerveuses du fuseau, complète celles de Kühne (1863), Golgi (1880), Onanoff (1890), Christomanos et Strössner (1891), et Forster (1894). Elle a été confirmée sans nouveaux détails notables, par Ruffini (1898), Cipollone (1897, 1898), Huber et de Witt (1898), Batten (1897, 1898), etc.

On a mis en évidence ces nerfs myéliniques soit par l'acide osmique (Sherrington), soit par la méthode de Weigert pour la myéline (Forster, Batten, etc.), soit par la méthode de l'or.

(2) Ruffini (1898) a montré que, chez le Chat, les terminaisons sensitives sont fournies : les unes par les plus grosses fibres myéliniques (terminaisons annulo-spirales), les autres par des fibres moyennes (terminaisons en fleur, ou ramifiées polymorphes) ; et que les terminaisons en plaques (motrices) proviennent des fibres les plus fines.

Fig. 19. — **Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire du Lapin adulte (muscle masseter). Terminaisons nerveuses sensibles.**

A, B, deux petits faisceaux nerveux abordant le fuseau (ils provenaient d'un même troncule nerveux); *a*, grosses fibres myéliniques, fournissant les terminaisons sensibles; *b*, fibres myéliniques fines, fournissant des plaques motrices (hors de la région dessinée); *c*, cylindraxes venant de perdre leur gaine de myéline; *d*, noyaux fondamentaux, au niveau de la terminaison sensitive; *e*, espace libre intracapsulaire; *g*, capsule.
D'après Cipollone (1897).

successives presque toujours à angle très aigu, au niveau des étranglements annulaires. En atteignant le faisceau de fibres musculaires, les fibres myéliniques divergent les unes des autres dans toutes les directions. Elles décrivent des trajets parfois très longs, plongeant entre les fibres musculaires, dessinant autour d'elles des tours de spire, etc. (*fig. 19*). Leurs subdivisions deviennent de plus en plus fréquentes, leurs segments interannulaires de plus en plus courts (de 600 μ hors du fuseau, à 300, 180, 130, etc., dans le fuseau). Puis leur gaine de myéline s'amincit, et le cylindraxe augmente d'épaisseur (de 9 à 14 μ, par exemple). Finalement, la myéline disparaît et le cylindraxe donne sa terminaison.

Il s'opère donc, à l'intérieur des fuseaux, un entrelacement extrêmement riche de fibres nerveuses à myéline occupant une grande partie de la longueur de la région capsulaire (1). Dans les fuseaux complexes volumineux et longs, le nombre des fibres myéliniques intrafusales est énorme.

Terminaisons amyéliniques des fibres sensitives.

Les terminaisons des fibres nerveuses sensitives ont fait l'objet d'une étude approfondie de la part de Ruffini (1896-1898), qui a choisi le Chat comme objet d'étude. Nous reproduirons tout d'abord les principaux traits de sa description, remarquablement claire (2).

Description de Ruffini (Chat).

Tous les fuseaux du Chat ne sont pas équivalents au point de vue des terminaisons nerveuses. Les plus complets (*fig. 20*) en reçoivent de trois sortes : une ou plusieurs *terminaisons primaires*, ou *annulo-spirales ;* une ou plusieurs *terminaisons secondaires*, ou *en forme de fleur ;* enfin, des *terminaisons en forme de plaques*. Ruffini considérait encore récemment (1899) comme sensitives toutes ces terminaisons, y compris les plaques. Mais nous croyons que les plaques sont certainement motrices ; et nous ne nous occuperons ici que des deux premières variétés qui sont, à notre avis, les seules sensitives. Les terminaisons primaires et en plaques ne font défaut dans aucun

(1) Onanoff (1890) estime à 10 ou 12 par coupe transversale et à 50 ou 60 par longueur de 1 millimètre le nombre de ces fibres. (L'espèce animale et les dimensions des fuseaux ne sont pas indiquées dans sa note.)

(2) Nous avons fait remarquer, à propos des Vertébrés inférieurs, que le traitement des fragments de muscle par les méthodes à l'acide formique et au chlorure d'or produit des altérations sur les fibres nerveuses et sur les fibres musculaires. Chez les Mammifères, ce sont surtout les ramifications cylindraxiles nues qui sont sensibles à ces lésions artificielles. Dans les figures données par Cipollone (1897) et dans celles, particulièrement claires et belles, de Ruffini (1898), on voit fréquemment des renflements cylindraxiles complètement isolés. La dissociation mécanique a certainement sa part dans ces lésions. La méthode de Sihler est encore plus infidèle et la méthode au bleu de méthylène elle-même n'est pas au-dessus de tout soupçon d'altérations. Bref, on ne peut pas affirmer, à notre avis, que les meilleures préparations faites par ces méthodes nous représentent les arborisations terminales absolument telles qu'elles sont en réalité.

Fig. 20. — Vue d'ensemble de la partie centrale d'un fuseau neuromusculaire du Chat, avec les terminaisons nerveuses.

tn, faisceau nerveux extérieur au fuseau; *fc*, faisceau des fibres musculaires fusales (f. de Weismann); *c*, capsule; *tp*, terminaisons primaires, ou annulospirales; *ts*, terminaisons secondaires, en forme de fleur; *tfp*, terminaisons en forme de plaques (motrices).

D'après Ruffini (1898).

fuseau. Les terminaisons en fleur n'existent que dans les plus gros, et c'est à cause de leur inconstance que Ruffini les qualifie de « secondaires ».

Terminaison annulospirale, ses modalités.

Les terminaisons annulospirales sont fournies par les plus grosses fibres à myéline (1). Les branches ultimes de celles-ci, parvenues

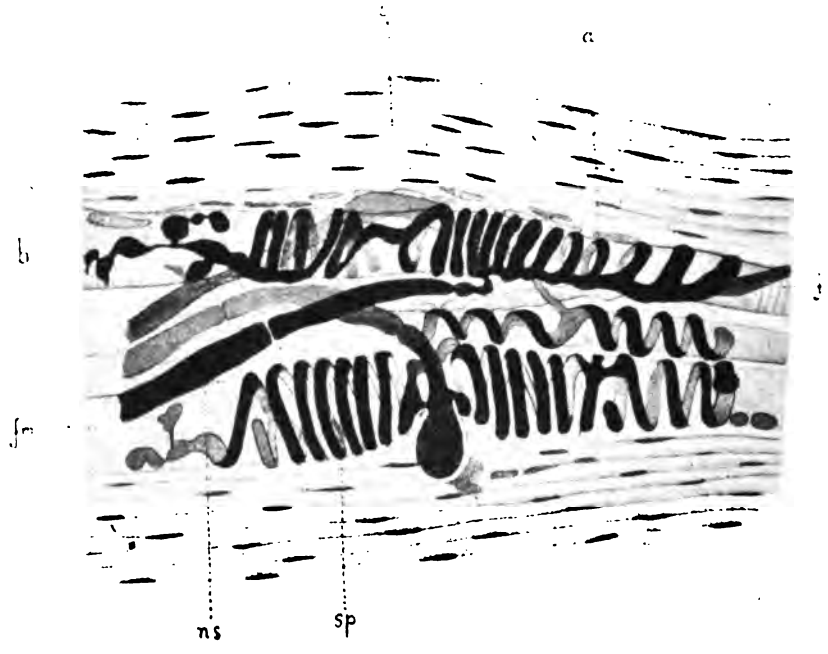


Fig. 21. — Terminaisons nerveuses sensibles, en rubans annulospiraux, dans un fuseau neuromusculaire du Chat.

c, capsule lamelleuse; *a*, anneaux de Ruffini; *sp*, spirales; *fm*, fibres musculaires; *ns*, fibres sensibles, à myéline; *b*, extrémité polymorphe d'un ruban annulospiral. D'après Ruffini (1898).

après des bifurcations successives au contact des fibres musculaires, perdent leur myéline et leur cylindraxe subit un étranglement brusque considérable (2). Immédiatement au delà, le cylindraxe s'applique sur une fibre musculaire, s'aplatit et s'élargit sous forme

(1) Ruffini et Picconi (1901) ont proposé d'appeler *fibres de Kühne* ces grosses fibres à myéline, dont la grosseur avait frappé Kühne (1863-*b*).

(2) Ruffini a trouvé que cet *étranglement préterminal* du cylindraxe est un fait constant dans toutes les terminaisons nerveuses (Sullo strozzamento preterminale nelle diverse forme di terminazioni nervose periferiche, *Monit. zool. italiano*, VII, 1896).

de ruban ; puis il se comporte suivant l'une ou l'autre des modalités suivantes (*fig. 21*) :

a) Le plus souvent le ruban s'enroule autour d'une fibre musculaire, à la manière d'une tige volubile. Les tours, très serrés vers le milieu de la terminaison nerveuse, se desserrent graduellement vers les extrémités (*fig. 21, sp*). Le ruban finit par une extrémité élargie, souvent bifurquée.

Souvent la fibre nerveuse fournit deux terminaisons spirales qui s'enroulent autour de la fibre musculaire, une de chaque côté.

b) Moins fréquemment la fibre amyélinique rubanée court le long de la fibre musculaire. De distance en distance elle émet, par l'un de ses bords, une branche également aplatie, qui fait le tour complet de la fibre musculaire et rejoint l'autre bord. La fibre musculaire est ainsi embrassée par une série d'anneaux, réunis par le ruban longitudinal (*fig. 21, a*).

Entre ces deux types (spirales et anneaux), il y a des formes mixtes ; les deux types se rencontrent parfois réunis sur la même fibre musculaire.

c) La terminaison nerveuse n'a pas toujours un aspect aussi régulier et élégant que ceux qui viennent d'être décrits. Parfois le dispositif annulospiral n'existe que par places ; ailleurs on voit surtout des figures en S ou en C, en larmes, etc., se raccorder au ruban longitudinal, lui-même de calibre fort irrégulier. On est alors en présence de *terminaisons annulospirales atypiques* (*fig. 22*).

A ses extrémités, le ruban amyélinique détortillé donne naissance à un nombre variable de courtes fibres, recourbées en sens divers, terminées par des extrémités renflées diversement conformées.

Terminaisons secondaires, ou en fleurons (Ruffini), ou ramifiées polymorphes.

Les terminaisons qualifiées par Ruffini (1896-1898) de *secondaires* ou en *fleurons*, et que nous préférons appeler *ramifiées polymorphes* (*fig. 23*) sont fournies, d'après Ruffini, par des fibres myéliniques moins grosses que les précédentes, provenant soit d'un même tronc nerveux, soit d'un tronc nerveux distinct, et pénétrant dans la capsule à une certaine distance des grosses fibres primaires. En tout cas, — et Ruffini insiste beaucoup sur ce point, — les deux terminaisons, primaire et secondaire, sont distinctes, tant par leurs fibres d'origine que par leur conformation. Après s'être divisées à l'intérieur du fuseau, ces fibres subissent l'étranglement préterminal, puis se résolvent en une arborisation cylindraxile nue. Cette arborisation est constituée par des élargissements polymorphes (ronds, triangulaires, en massues, en folioles, etc.) réunis par de minces filaments. Elle rappelle l'arborisation des corpuscules de Golgi-Mazzoni (Ruffini) ; ou

mieux encore, si nous en jugeons par les figures mêmes de l'histologiste italien, elle ressemble aux terminaisons buissonneuses libres décrites par divers auteurs (notamment par Dogiel) dans diverses membranes connectives.

Cette terminaison nerveuse est placée à la suite de la primaire, dont un œil insuffisamment exercé pourrait la considérer comme la simple continuation (*fig. 20*).

Classification des fuseaux d'après Ruffini.

Ruffini (1898) a donné une classification des fuseaux du Chat fondée sur les modalités diverses des terminaisons secondaires. Celles-ci seules peuvent manquer.

Dans les *fuseaux à terminaison nerveuse complexe*, qui sont les plus gros, on trouve une quantité considérable de terminaisons nerveuses. Chaque fibre musculaire reçoit une terminaison annulospirale; et toutes ces terminaisons sont placées au même niveau dans le renflement capsulaire. Dans les fuseaux à renflements successifs, chaque renflement possède ses terminaisons propres, très distantes de celles de l'autre renflement. Il existe toujours deux terminaisons secondaires, placées tantôt une de chaque côté du groupe des terminaisons annulospirales, tantôt toutes deux du même côté.

Fig. 22. — Terminaisons nerveuses sensibles, en rubans annulospiraux atypiques, dans un fuseau neuromusculaire du Chat.

b, terminaisons en bouquets polymorphes; *c*, capsule; *ns*, fibres myéliniques sensibles; *sp*, ébauches de spirales. D'après Ruffini (1898).

En tout cas, les terminaisons annulospirales et ramifiées polymorphes forment un groupe compact (auquel on pourrait donner le nom de *groupe sensitif*).

Dans les *fuseaux à terminaisons nerveuses intermédiaires*, plus petits que les précédents, le groupe sensitif est plus simple. Il ne comprend qu'une seule terminaison ramifiée polymorphe, placée à l'une des extrémités des terminaisons annulospirales.

Dans les *fuseaux à terminaisons nerveuses simples*, le groupe sensitif est réduit aux terminaisons annulospirales, qui sont le plus souvent atypiques.

Dans les muscles du Chat, les fuseaux à terminaison nerveuse complexe sont les plus nombreux. Viennent ensuite les fuseaux à terminaison simple.

La description claire et précise de Ruffini a été généralement acceptée comme exacte par les auteurs qui lui ont succédé et qui ont fait porter leurs recherches sur le Chat et les espèces à dispositif nerveux fusal similaire. Quelques détails sont cependant controversés.

Réalité du dispositif annulaire.

Kerschner (1893) prétend que la plupart des *anneaux* de Ruffini n'ont pas d'existence réelle. Ils ne seraient qu'une figuration due au rapprochement des tours de spire du cylindraxe rubané. Cipollone (1898) ne les a pas rencontrés. Huber et de Witt (1898) sont de l'avis de Kerschner. Dogiel (1901) ne parle que d'anneaux incomplets. Il importe de remarquer que la description de Ruffini ne vaut strictement que pour le Chat, ainsi qu'il le spécifie lui-même; et que beaucoup d'auteurs ne désignent pas avec assez de précision l'animal sur lequel ils ont observé tel ou tel détail. Il existe certainement, en effet, des variations considérables dans le dispositif nerveux terminal, suivant les espèces.

Autonomie des terminaisons en arborisations polymorphes.

Cette dernière remarque explique peut-être aussi les divergences quant à l'autonomie des terminaisons secondaires, ou arborisations polymorphes. Ruffini, contrairement à ce qu'il croyait en 1892, décrit en 1896-1898 ces terminaisons comme indépendantes. Cette indépendance, de nouveau affirmée par lui en 1899, ne ressort d'aucune des descriptions ultérieures, et notamment pas de celle de Dogiel (1901).

Variations suivant les espèces.

La terminaison spirale, unique en son genre dans le domaine pourtant si varié des terminaisons nerveuses périphériques, n'existe pas chez tous les animaux avec la même régularité qu'elle affecte chez le Chat. On la retrouve chez la Souris (Kerschner 1893; Thanhoffer, 1892), chez le Chien, etc. Elle est beaucoup moins caractéristique chez le Rat, le Cobaye, le Lapin (*fig. 19*). Elle n'existe presque

pas chez l'Homme (Kerschner, Ruffini, 1892). Nous avons vu qu'elle est parfois bien représentée chez les Sauriens, tandis qu'elle fait défaut complètement chez les Ophidiens jusqu'ici étudiés. Kerschner (1893) fait remarquer qu'il y a corrélation entre l'aplatissement rubané du cylindraxe et l'enroulement spiral. Celui-ci ferait aussi défaut (ou serait atypique) sur les fibres musculaires les plus minces du Chat ou de la Souris.

Les spirales ne sont pas nécessairement limitées à une seule et même fibre musculaire. Elles envoient des ramifications latérales qui s'accrochent aux fibres musculaires voisines et se terminent par des extrémités diversement conformées (Kerschner, 1893). D'après Dogiel (1901), la fibre spirale se termine tantôt par un élargissement arrondi ou piriforme sur une seule et même fibre musculaire; tantôt elle le fait par plusieurs branches courtes et épaisses, qui peuvent aborder une fibre musculaire voisine et décrire autour de celle-ci une nouvelle spirale. Les dispositifs terminaux de fibres musculaires voisines peuvent en outre s'anastomoser par des branches transversales.

Batten (1898) décrit et figure des spirales doubles formant un entrelac à deux chefs entrecroisés, sur la même fibre musculaire.

Les terminaisons sensitives sont-elles épi- ou hypolemmales?

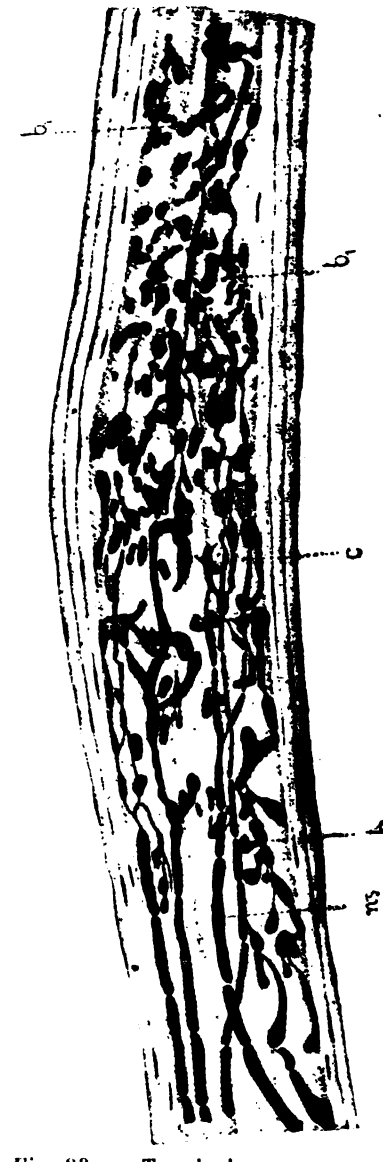


Fig. 23. — Terminaisons nerveuses sensitives en bouquets polymorphes dans un fuseau neuromusculaire du Chat.

b, terminaisons en bouquets polymorphes (en *b*, elle est fragmentée artificiellement); *c*, capsule; *ns*, fibres myéliniques sensibles.
D'après Ruffini (1898).

Les seuls auteurs qui se soient prononcés catégoriquement sur ce point sont Cipollone (1897, 1898) et Huber et de Witt (1898). Cipollone affirme que les terminaisons sont hypolemmales ; mais il n'en donne aucune démonstration. Les deux auteurs américains au contraire ont étudié cette question importante d'une manière approfondie.

Situation épi- ou hypolemmale des terminaisons.

Après avoir coloré les terminaisons nerveuses par le bleu de méthylène et fixé la couleur et les tissus par le procédé de Bethe, ils ont pratiqué de fines coupes transversales des fragments de muscle contenant les fuseaux. Ils ont constaté que les terminaisons nerveuses sensibles sont toujours situées à une certaine distance de la surface des fibres musculaires, dans le tissu conjonctif qui les entoure. On admet généralement aujourd'hui l'opinion de Kühne et de Ranvier, d'après laquelle les plaques motrices sont au contraire hypolemmales : on conçoit que la situation épilemmale des terminaisons sensitives, si elle était définitivement démontrée, aurait une assez grande importance histophysiologique.

Historique des terminaisons nerveuses sensibles.

Les terminaisons nerveuses sensibles des fuseaux des Mammifères ont été vues pour la première fois par Kerschner (1888-*b*) qui les décrit ainsi : les branches de division intrafusales des fibres nerveuses sensitives, encore pourvues de leur gaine de myéline, s'enroulent autour du faisceau musculaire et de chacune de ses fibres, formant des circonvolutions particulièrement nombreuses chez l'Homme ; finalement, *elles se continuent avec des fibres amyéliniques qui, se divisant plusieurs fois, s'enroulent en spirales extrêmement serrées autour de chaque fibre musculaire.*

Kœlliker (1889) observa aussi la terminaison spirale, et en donna une figure, d'ailleurs mauvaise (fig. 316).

En 1892, Kerschner fit présenter à la réunion de l'*anatomische Gesellschaft*, par von Ebner, des préparations par la méthode de l'or, où se voyaient les terminaisons sensitives, dont il ne donne pas de nouvelle description.

Thanhoffer (1893) mentionne brièvement les terminaisons spirales et les arborisations polymorphes. Il les représente (1892-*b*, pl VII, fig. 1 et 3), d'une manière très reconnaissable, d'après des préparations de fuseaux de Souris faites par la méthode de l'or.

La première description détaillée et la première bonne figure ont été données par Ruffini (1892), d'après des préparations à l'or relatives aux fuseaux du Chat (et accessoirement de l'Homme).

Kerschner (1893) donna ensuite une confirmation (à quelques détails près) de la description de Ruffini, qu'il trouva conforme à ses préparations ; il ajouta quelques renseignements relatifs à d'autres animaux.

Weiss et Dutil (1896) donnent une description très écourtée des terminaisons nerveuses sensitives, d'après des études sur le Cobaye, le Lapin et le Chat (ils ne distinguent pas ces espèces dans leur description) ; ils mentionnent brièvement l'enroulement en spirale des fibres amyéliniques autour des fibres musculaires ; les terminaisons ultimes se font par des arborisations polymorphes.

Cipollone (1897, 1898), Poloumordwinoff (1898, bleu de méthylène), Batten (1898, méthode de Sihler), Huber et de Witt (1897, bleu de méthylène), Crevatin (1901), Ruffini et Picconi (1901), et surtout Dogiel (1901, bleu de méthylène), ont apporté des contributions de valeur fort inégale, n'ajoutant pas de faits nouveaux importants à la description de Ruffini (1896-1898).

§ VII. — Les terminaisons nerveuses motrices du fuseau.

Les terminaisons motrices sont situées généralement à l'extrémité de la région capsulaire, ou même en dehors de la capsule. Elles sont fournies par les plus fines de toutes les fibres myéliniques du fuseau.

Trajet des fibres motrices. Ces fibres pénètrent dans le fuseau soit en suivant le même chemin que les fibres sensibles, soit d'une manière indépendante (*fig. 20*). Dans le premier cas, elles effectuent un trajet plus ou moins long à l'intérieur de la capsule. Dans le second, elles se détachent généralement d'un faisceau de fibres nerveuses motrices communes, au moment où celui-ci croise le fuseau (voir Cipollone, 1898, fig. 2, p. 469).

Ces fibres perdent généralement leur myéline au niveau même de leur terminaison. Cependant Dogiel (1901) signale des fibres fines, qui deviennent amyéliniques en entrant, ou peu après leur entrée dans le fuseau ; ces fibres sont très probablement motrices. Elles sont peu ou même pas du tout (Ruffini, 1898) ramifiées.

Leur mode de terminaison. Les terminaisons de ces fibres ressemblent plus ou moins fidèlement à des plaques motrices ordinaires ; elles peuvent en différer par leur taille, la forme et l'agencement de leurs ramuscules terminaux. Ruffini (1898) croyait que les terminaisons en plaque sont dépourvues de semelle de Kühne. Mais Dogiel (1901) a trouvé que le bleu de méthylène, après action prolongée, colore une plaque granuleuse semée de noyaux, servant de substratum à l'arborisation nerveuse. Il y a plusieurs plaques pour une même fibre musculaire (Cipollone, 1897 ; Dogiel, 1901).

Les terminaisons motrices se rencontrent tantôt dans une seule des régions extracapsulaires, la région musculaire, tantôt dans celle-ci et dans la région juxtatendineuse.

Historique. C'est Kerschner (1888-*b*) qui a découvert les terminaisons motrices des fuseaux des Mammifères, et qui leur a attribué le premier leur véritable signification. Il en fit (1892) un argument puissant contre la signification motrice des nerfs qui se terminent dans la partie centrale de l'organe, et, par conséquent, contre la théorie de Kœlliker.

Onanoff (1890), dans une note passée malheureusement inaperçue, dit que « la section des racines antérieures (chiens) amène l'atrophie d'un très petit nombre de fibres nerveuses contenues dans le faisceau neuromusculaire ».

Ruffini (1892) décrit et figure les terminaisons en plaques sans se prononcer nettement sur leur signification. En 1893, il admet momentanément que les terminaisons en plaques sont motrices ; mais il renie ultérieurement (1898) cette opinion.

Signification discutée des terminaisons placoïdes.

Sherrington (1894) n'a pas pu constater directement l'existence de plaques motrices sur les fuseaux ; mais il nie leur existence parce que la section des racines antérieures rachidiennes ne fait, dit-il, dégénérer aucune fibre nerveuse dans le fuseau et que la résection du nerf sciatique ne produit pas la dégénérescence des fibres musculaires fusales : d'où l'auteur conclut à tort que ces fibres musculaires ne sont pas en relation avec le système nerveux moteur.

Weiss et Dutil (1896) ont vu, sur les fibres musculaires fusales, des plaques motrices semblables à celles des fibres ordinaires.

Ruffini (1896-1898), en raison des différences morphologiques qui existent entre les plaques motrices communes et les terminaisons en plaques des fuseaux, ne peut se résoudre à considérer celles-ci comme motrices ; il incline à croire qu'elles sont sensitives. Cette opinion a été partagée par Giacomini (1898, Sauropsides) et par Crevatin (1901, Mammifères). Nous connaissons les arguments du premier de ces deux auteurs. Quant au second, il pense que les terminaisons placoïdes sont inconstantes (ce que Ruffini nie absolument) ; il a constaté leur ressemblance avec certaines autres formes de terminaisons (dans les muscles oculaires) qu'il considère comme sensibles ; enfin il croit avoir observé des relations nerveuses entre une arborisation sensitive et une terminaison en plaque.

Démonstration de leur signification motrice.

Tous les autres auteurs, et notamment Cipollone, Huber et de Witt, Dogiel, se sont prononcés en faveur de la signification motrice des terminaisons en plaques.

Cipollone (1898) a eu le mérite de démontrer la justesse de cette interprétation. Il fait remarquer tout d'abord que la morphologie des terminaisons litigieuses n'a qu'une valeur bien minime pour décider de leur signification physiologique. Il apporte ensuite cet exemple décisif : une fibre nerveuse myélinique bifurquée fournit par une de ses branches une plaque motrice indiscutable à une fibre musculaire ordinaire et par l'autre une terminaison en plaque à une fibre musculaire fusale (Lézard).

Enfin il réfute longuement, minutieusement et à notre avis victorieusement l'opinion de Sherrington (1894). Si le physiologiste anglais n'a pu constater ni les terminaisons en plaques, ni la dégénérescence de fibres nerveuses motrices intrafusales après la section des racines antérieures, c'est à cause de l'imperfection de sa technique. Chez les Mammifères, en effet, la dégénérescence des fibres motrices après section des racines antérieures se constate le plus facilement cinq à sept jours après l'opération ; sept à huit semaines après (délai adopté par Sherrington), les fibres dégénérées sont devenues invisibles. Or, ayant pratiqué sur le Lapin l'expérience de Stenson (compression temporaire de l'aorte, d'où résulte, ainsi qu'Ehrlich et Brieger l'ont montré, la nécrose de la substance grise de la moelle, avec paralysie motrice), Cipollone réussit à constater, de cinq à dix jours plus tard, la dégénérescence des fibres myéliniques fines et des terminaisons placoïdes du fuseau. Quant à l'absence de dégénération des fibres musculaires fusales longtemps après la section du sciatique, elle ne signifie nullement que le fuseau ne possède pas de nerfs moteurs. Elle

montre simplement que l'action trophique de ces nerfs, si marquée pour les fibres musculaires ordinaires, fait défaut pour les fibres fusales.

La réponse de Ruffini (1899) à cette argumentation, réponse maintenant l'interprétation des terminaisons placoïdes comme terminaisons sensitives, a le tort de ne pas tenir suffisamment compte des faits apportés par Cipollone. L'intégrité des fibres musculaires fusales dans le cas où les fibres nerveuses motrices ont été interrompues, ou détruites, soit expérimentalement, soit pathologiquement, prouve bien que la trophicité de ces fibres musculaires obéit à des lois différentes de celles qui régissent les fibres musculaires communes. Mais Ruffini en déduit à tort des conclusions en faveur de la non-existence des nerfs moteurs des fibres fusales.

Il serait étrange que des fibres musculaires parfaitement typiques comme sont celles du fuseau soient dépourvues de nerfs moteurs. Mais cet argument *a priori* devient inutile devant les faits indiscutables découverts par Cipollone (1898) et confirmés d'une manière éclatante par Perroncito (1901, 1902) chez les Sauriens, faits qui démontrent que l'innervation motrice est apportée aux fuseaux par des collatérales des fibres motrices communes.

Fibres amyéliniques vasomotrices.

Outre les fibres nerveuses myéliniques, dont les unes sont sensibles et les autres motrices, Huber et de Witt (1898), puis Dogiel (1901) ont vu pénétrer dans les fuseaux des Mammifères des fibres amyéliniques, de nature sympathique et se terminant dans la paroi des vaisseaux sanguins. Ces fibres sont bien distinctes de celles que Perroncito (1902) a décrites dans les plaques motrices et les fuseaux des Sauriens.

§ VIII. — Développement des fuseaux neuromusculaires.

Les fuseaux sont distincts à la fin du quatrième mois de la vie intra-utérine, chez l'Homme (Kerschner, 1888-*a*; Félix, 1888, 1889; Christomanos et Strössner, 1891 ; Forster, 1902). C'est le développement de leur capsule lamelleuse qui a permis à ces auteurs de les reconnaître au milieu des fibres musculaires communes dans les coupes transversales des muscles.

Des renseignements comparatifs sur l'aspect que présentent les fuseaux dans ces conditions se trouvent dans les deux derniers mémoires que nous venons de citer.

Fuseaux du fœtus à 4 mois 1/2.

Chez les fœtus de quatre mois (Forster, un cas) ou de quatre mois et demi (24 centimètres, Christomanos et Strössner), la capsule lamelleuse est étroitement appliquée sur le faisceau de fibres musculaires, de sorte que *l'espace vaginal n'existe pas* (*fig. 18*). Les couches interne et

externe de la capsule sont déjà différenciées. Les fibres musculaires ont en moyenne le même diamètre dans le faisceau de Weismann et dans le reste du muscle ; mais on rencontre dans le fuseau quelques fibres plus grosses que les fibres ordinaires. Les diamètres extrêmes des fibres des deux catégories sont de 3 à 11 μ ; leur diamètre moyen, de 5 à 8 μ (Forster). Certaines fibres fusales se colorent intensément (Christomanos et Strössner), ce que Forster explique par l'existence de files compactes de noyaux centraux, se trouvant généralement au même niveau pour toutes les fibres du faisceau. Ces files de noyaux, vues déjà par Félix dans des préparations par dissociation, correspondent à la région des terminaisons sensitives. Enfin les fibres fusales ont, en coupe transversale, un aspect plus compact que les fibres ordinaires, ce qui tient au développement plus précoce des colonnettes contractiles de la périphérie au centre (Forster) : beaucoup de fibres extrafusales ne possédant encore, à cette époque, qu'une mince couche corticale de substance contractile.

Développement précoce, puis arrêt de développement des fibres musculaires.

L'espace vaginal devient visible chez le fœtus de cinq mois, et s'élargit progressivement, en même temps que la capsule s'épaissit. A partir de six mois, les fibres musculaires ordinaires prennent un diamètre de plus en plus considérable par rapport aux fibres fusales, qui cessent dès lors de s'accroître. La compacité relative de la substance contractile des fibres fusales s'atténue chez le fœtus de six mois, et fait place ensuite à l'aspect inverse.

Bref, les fibres musculaires fusales paraissent avoir un développement plus précoce que les fibres ordinaires ; mais leur développement, en tant qu'éléments contractiles, reste ensuite stationnaire indéfiniment pendant que les fibres ordinaires poursuivent le leur jusqu'à son complet achèvement.

Développement précoce des nerfs sensibles.

Les quelques données que nous possédons sur le développement des terminaisons nerveuses des fuseaux sont dues à Weiss et Dutil (1895, 1896). Ces auteurs, étudiant par la méthode de l'or des muscles d'embryons de Cobaye (dont l'âge n'est pas indiqué), ont constaté que des fibres myéliniques peu nombreuses et volumineuses, se rendant soit aux fuseaux musculaires, soit aux organes de Golgi, apparaissent bien développées à un moment où les fibres motrices ne le sont que très imparfaitement.

Ruffini (1898) a vu que, chez le jeune Chat de sept à douze jours, les terminaisons annulospirales en arborisations polymorphes et placoïdes sont déjà développées, mais qu'elles n'ont pas encore atteint tous les caractères qu'elles auront chez l'adulte. Les fibres amyéli-

niques des terminaisons annulospirales n'ont pas encore à cette époque la forme de rubans.

Quelques renseignements sur les nerfs des fuseaux chez l'enfant nouveau-né ont été donnés par Ruffini et Picconi (1901). A cet âge, les fuseaux humains ressembleraient beaucoup à ceux du Chat adulte, et montreraient les mêmes sortes de terminaisons nerveuses.

§ IX. — Modifications expérimentales des fuseaux.

On a réalisé à propos des fuseaux des Mammifères les expériences suivantes : 1° section des racines motrices des nerfs spinaux ou des nerfs moteurs seuls ; 2° section des nerfs mixtes, moteurs et sensitifs ; 3° section des nerfs sensitifs seuls périphériquement par rapport aux ganglions, ou destruction des ganglions ; 4° destruction des cellules motrices spinales. Les effets de ces lésions ont été étudiés sur les fibres nerveuses et sur les fibres musculaires fusales. Enfin, on a expérimenté l'action de l'hypertrophie musculaire expérimentale sur les fibres musculaires fusales.

1° Section des racines motrices ou des nerfs moteurs.

La section des racines antérieures de la moelle a été appliquée pour la première fois à l'étude des fuseaux, non pas par Sherrington ainsi que beaucoup d'auteurs le disent à tort, mais par Onanoff (1890), chez le Chien. Cet auteur constata que l'opération « amène l'atrophie d'un très petit nombre de fibres nerveuses dans le faisceau neuromusculaire ». Ces fibres atrophiées ne peuvent être que motrices, les autres étant sensitives. Quant aux fibres musculaires fusales, elles s'atrophient (l'auteur ne nous dit pas combien de temps après l'opération elles ont été examinées).

Sherrington (1894), chez le Singe et le Chat, sectionna simultanément les racines antérieures et les racines postérieures entre la moelle et les ganglions spinaux, pour obtenir la dégénérescence de toutes les fibres ayant leurs cellules d'origine dans la moelle (fibres motrices), les fibres d'origine ganglionnaire (sensitives) restant intactes. Les examens des nerfs musculaires furent faits de treize à cent quatre-vingt-dix jours après l'opération. Il démontra ainsi péremptoirement, après Onanoff, l'existence dans les fuseaux de fibres nerveuses sensitives, et mit hors de doute la signification d'organes sensitifs attribuée aux fuseaux par Kerschner (1888). Malheureusement Sherrington ne vit pas les fibres motrices fusales déjà dégénérées, et fut porté à

conclure à leur inexistence. Ainsi que le fit observer CIPOLLONE (1898), la dégénérescence des fibres motrices coupées est précoce ; elle est aisément constatable cinq à sept jours après l'opération ; plus tard, la myéline et les cylindraxes ayant disparu, il ne reste plus des fibres nerveuses que des traces facilement méconnaissables.

Avant d'avoir connaissance du mémoire de SHERRINGTON, CIPOLLONE eut l'idée de sectionner des nerfs crâniens purement moteurs. Il ne s'adressa pas aux nerfs oculomoteurs, ni à l'hypoglosse, ni au facial parce que les muscles innervés par ces nerfs ne contiennent pas de fuseaux (en réalité, les muscles des yeux et de la langue en contiennent quelques-uns). Restait la branche masticatrice du trijumeau : CIPOLLONE sectionna la totalité du trijumeau d'un côté, entre le ganglion de Gasser et la protubérance, chez trois lapins. Un seul de ces animaux survécut à l'opération et fut sacrifié au bout de quatre jours. Les muscles masséter et ptérygoïdiens furent examinés. Dans tous les fuseaux les fibres motrices myéliniques étaient dégénérées et les terminaisons placoïdes avaient disparu ; mais, contrairement aux prévisions, les fibres sensitives étaient également altérées. L'auteur explique ce dernier résultat par la lésion d'une partie du ganglion de Gasser. Chez le Lapin, en effet, beaucoup des cellules de ce ganglion sont disséminées dans les racines du nerf. Cette intéressante expérience serait donc à refaire, en choisissant un autre animal.

2° Section des nerfs mixtes.

Cette expérience a été réalisée pour la première fois par SHERRINGTON (1894). Il réséqua le nerf sciatique, chez le Chat, à la partie supérieure de la cuisse et sacrifia l'animal cinq mois après. Les fibres musculaires ordinaires des muscles furent trouvées complètement dégénérées. Toutes les fibres nerveuses des fuseaux avaient disparu ; l'espace vaginal contenait des gouttelettes de graisse libres ou incluses dans des cellules. *Les fibres musculaires fusales étaient complètement saines*. L'auteur conclut de cette expérience que, au point de vue de leur nutrition, les fibres musculaires fusales sont indépendantes du système nerveux. En 1897, SHERRINGTON ajoute que, deux ans après la section, les fibres musculaires fusales sont encore intactes.

Intégrité des fibres musculaires fusales.

HORSLEY (1897, Chat, Chien) et BATTEN (1897, Chat) sont arrivés au même résultat.

BATTEN (1898) a fait des expériences analogues, chez le Chien, dans le but de reproduire expérimentalement certaines lésions observées par lui dans des cas de tabès. Il sectionna les racines du plexus brachial, et étudia les nerfs des fuseaux par les méthodes de SIHLER, de MARCHI et de PAL, de vingt-quatre heures à quatorze jours après l'opé-

ration. Il constata que les dégénérescences nerveuses consécutives à la section s'opèrent simultanément dans toute la longueur du tronc nerveux ; il ne put reproduire les lésions tabétiques du fuseau ; il vit que les lésions de la terminaison spirale débutent vingt-quatre heures après la section et sont nettes au bout de quarante-huit heures. Quant aux modifications de la gaine myélinique des nerfs, elles ne sont pas visibles avant le cinquième ou même le septième jour.

3° Section des nerfs sensitifs seuls, ou destruction des ganglions.

La section des nerfs sensitifs seuls, qui serait possible pour le trijumeau, n'a pas été réalisée à propos du fuseau neuromusculaire.

La destruction des ganglions spinaux ne paraît guère possible sans lésions des fibres motrices. Onanoff (1890) dit cependant que « la destruction des ganglions vertébraux ne laisse intactes que quelques rares fibres nerveuses dans le faisceau neuromusculaire ».

La section des racines antérieures, accompagnée de la destruction des ganglions, fait disparaître toutes les fibres nerveuses des fuseaux (Sherrington, 1894).

4° Destruction des cellules motrices spinales.

Cette expérience a été réalisée par Cipollone (1898), au moyen de la compression temporaire de l'aorte abdominale, chez le Lapin (méthode de Stenson), qui détermine, comme l'ont montré Ehrlich et Brieger, la nécrose ischémique de la substance grise de la moelle lombaire, suivie de paraplégie flasque ; les ganglions spinaux restent intacts. Cinq et dix jours après cette opération, Cipollone a trouvé complètement intactes les grosses fibres myéliniques du fuseau et leurs terminaisons (dispositif nerveux sensitif), tandis que les fibres myéliniques fines et les terminaisons placoïdes sont dégénérées.

5° Hypertrophie musculaire expérimentale.

Morpurgo (1897) a recherché si les fibres du faisceau de Weismann sont influencées de la même façon que les fibres musculaires communes lorsqu'on soumet le muscle à l'hypertrophie d'activité.

Pour cela il soumit des Rats et des Chiens à la course forcée dans des appareils tournants. Après leur avoir fait parcourir, à la suite d'un entraînement quotidien progressif, un nombre considérable de kilomètres, il sacrifia ces animaux.

La comparaison des préparations de muscles ainsi hypertrophiés par l'exercice avec des préparations de muscles témoins montra que, tandis que les fibres musculaires ordinaires ont subi une augmentation considérable de diamètre, les fibres musculaires fusales n'ont subi aucune modification.

Un certain nombre de faits résultent de ces recherches expérimentales :

Résultats généraux.

1° Les fuseaux neuromusculaires reçoivent leur innervation motrice

de fibres radiculaires antérieures ayant leurs cellules d'origine dans la moelle;

2° Leurs nerfs sensitifs ont leurs cellules d'origine dans les ganglions spinaux;

3° Leurs fibres musculaires ne subissent pas d'altérations dystrophiques après la destruction complète de leurs nerfs afférents et efférents, — contrairement à ce qui se passe pour les fibres musculaires ordinaires, qui dégénèrent après la destruction de leurs nerfs moteurs;

4° Leurs fibres musculaires ne prennent aucune part à l'hypertrophie d'activité du muscle;

5° Les fuseaux neuromusculaires sont des organes spéciaux, sensitivo-contractiles.

§ X. — Anatomie pathologique des fuseaux neuromusculaires.

Les très nombreuses observations anatomopathologiques faites sur les fuseaux (1) doivent être classées méthodiquement dans les catégories suivantes, d'après la nature de la maladie :

1° Dystrophies idiopathiques des muscles ;

2° Dystrophies musculaires névritiques ;

3° Dystrophies myélopathiques des muscles ;

4° Tabès ;

5° Maladies générales et locales diverses accompagnées de lésions musculaires.

1° Dystrophies musculaires idiopathiques.

Myopathie atrophique progressive. — Santesson (1890), dans un cas d'atrophie musculaire progressive (forme myopathique de Leyden), a trouvé, dans les muscles malades, beaucoup de fuseaux musculaires. Il considère à tort ces organes comme des centres de néoformation de fibres musculaires, signifiant une tentative de réparation des muscles malades.

Forster (1894) a étudié les fuseaux dans un cas de paralysie pseudo-bulbaire, sans lésions neuraxiales constatées. Ces organes ont été trouvés (fibres musculaires et nerfs à myéline) parfaitement intacts.

Spiller (1897) et Batten (1897), chacun dans un cas d'atrophie musculaire progressive sans lésions médullaires, ont aussi trouvé les

(1) Des observations anatomopathologiques nous ont probablement échappé, surtout parmi les plus récentes (postérieurement à 1898).

fuseaux (fibres musculaires) intacts. Fr. Pick (1900), dans un cas très bien observé, est arrivé au même résultat.

Myopathie pseudo-hypertrophique progressive. — Westphal (1887) a décrit, dans la myopathie pseudo-hypertrophique, des formations qui ne sont autres que des fuseaux. Dans un cas, Grünbaum (1897) a trouvé de très minimes lésions des fuseaux (diminution de diamètre des fibres musculaires, dépôt de substance hyaline autour de ces fibres).

2° Dystrophies musculaires névritiques.

Névrites alcooliques. — Les fuseaux neuromusculaires ont paru respectés (quant à leurs fibres musculaires) dans des cas de névrites alcooliques observés par Siemerling (1889), Pilliet (1890) et Batten (1897). Gudden (1896) y avait trouvé de minimes lésions, insuffisamment caractérisées. Eichhorst (1888) avait décrit sous le nom de *neuritis fascians* des fuseaux parfaitement conservés, dans des cas de névrites alcooliques; il prenait les fuseaux pour une forme de sclérose périfasciculaire.

Laslett et Warrington (1898) ont trouvé les fuseaux normaux dans un cas de *paralysie saturnine.*

Enfin Batten (1897), dans un cas de *paralysie traumatique du plexus brachial* datant d'un an, a trouvé des lésions évidentes des fuseaux ; ceux-ci étaient diminués de volume, les fibres musculaires avaient perdu leur striation, etc.; les nerfs étaient, bien entendu, invisibles.

3° Dystrophies musculaires myélopathiques.

Myélites diffuses(1). — L'observation anatomopathologique la plus importante qui ait été jusqu'à présent rapportée, eu égard à l'histoire et à la signification des fuseaux neuromusculaires, est une observation de myélite diffuse de Forster (1894). Il s'agissait d'un cas de myélite aiguë, de cause puerpérale, accompagnée de paralysie absolue de la motilité et de la sensibilité dans la moitié inférieure du corps. La mort survint un an après le début. A l'autopsie, on trouva la moelle épinière détruite au-dessous de la sixième paire nerveuse dorsale. Les racines spinales antérieures étaient entièrement dégénérées ; les ganglions spinaux demeuraient au contraire intacts, ainsi que les racines postérieures, qui avaient poussé dans la moelle des fibres régénérées. Le tissu musculaire avait à peu près complètement disparu dans les membres inférieurs : nulle part on ne trouva une fibre musculaire striée reconnaissable. Dans les nerfs intra-musculaires, une grande

Observation de Forster.

(1) Babinski (1884) observa les fuseaux dans un cas de myélite diffuse avec lésions musculaires, et les prit alors pour un processus pathologique.

partie des fibres nerveuses avait disparu, mais un grand nombre d'autres étaient restées inaltérées. Ces dernières ne pouvaient être que des fibres centripètes, ayant leurs cellules d'origine dans les ganglions spinaux. *Les fuseaux neuromusculaires étaient intacts;* leurs fibres musculaires parurent normales, et le nombre de leurs fibres nerveuses ne se montra pas diminué sensiblement.

Cette observation, rapportée en détail, tant au point de vue clinique qu'au point de vue anatomique, a la valeur d'une expérience. Forster, sous l'inspiration de Langhans, sut en tirer les déductions importantes qu'elle comportait, au point de vue de l'existence des nerfs sensitifs musculaires, de la signification physiologique alors très discutée des fuseaux (organes sensibles des muscles), enfin de l'indépendance trophique des fibres musculaires fusales et de la moelle épinière. Le mémoire de Sherrington, paru la même année, et celui de Forster, cependant beaucoup moins connu, ont, à notre avis, la même valeur démonstrative et presque la même importance historique (1).

Dans l'*atrophie musculaire progressive myélopathique*, les fuseaux neuromusculaires ont été trouvés intacts par Blocq et Marinesco (1890), Batten (1897, trois cas) et Siemerling (1898).

C'est dans les muscles de sujets atteints de *paralysie spinale infantile* qu'Eisenlohr (1876) vit pour la première fois les fuseaux chez l'Homme ; il les interpréta comme un processus de sclérose périfasciculaire. Pilliet (1890) a trouvé les fuseaux conservés dans deux cas. Batten (1897) a examiné les muscles dans six cas où la maladie remontait à une époque très éloignée. Dans trois de ces six cas, les muscles étaient complètement transformés en tissu adipeux et l'auteur ne put y voir de fuseaux (les fragments examinés étaient très petits). Dans les trois autres cas, bien que le tissu musculaire fût aussi très altéré et presque méconnaissable, les fuseaux parurent normaux.

Dans un cas de *sclérose latérale amyotrophique*, Pilliet (1890) trouva les fuseaux intacts. Onanoff (1890) vit que, dans cette maladie et dans un cas de *syringomyélie* avec amyotrophie, les fuseaux persistent, avec des fibres nerveuses intactes, après la dégénérescence des fibres musculaires ordinaires. Toutefois, leurs fibres musculaires finissent

(1) Forster (1895) déduisit de son observation de myélite diffuse que le centre trophique des fibres nerveuses fusales est en dehors de la moelle, dans les ganglions spinaux ou à la périphérie. Nous avons vu que le centre trophique des fibres motrices est bien dans la moelle (Cipollone, 1898), et que le centre trophique des fibres sensibles est dans les ganglions spinaux (Sherrington, 1894). Quant aux fibres musculaires fusales, elles ne sont pas sous la dépendance trophique des nerfs.

par s'atrophier, ainsi qu'il arrive, dit-il, après la section expérimentale des racines antérieures.

Dans les cas de *sclérose en plaques* et d'*hémiplégie* avec amyotrophie, PILLIET (1890) trouva les fuseaux conservés.

4° Etat des fuseaux dans le tabès.

Dans le *tabès*, en raison même du symptôme ataxie locomotrice, il est particulièrement intéressant de savoir ce que deviennent les fuseaux neuromusculaires. Cette recherche a été faite seulement par BATTEN (1897) et par LANGHANS (1897).

BATTEN a trouvé dans deux cas les fuseaux normaux (y compris les nerfs à myéline, colorés par la méthode de PAL). Dans un troisième, il croit avoir vu (par la méthode de MARCHI) des lésions au niveau des terminaisons nerveuses sensibles amyéliniques, les fibres myéliniques étant d'ailleurs saines. Nous devons déclarer que nous restons absolument sceptiques quant à ces lésions, parce que la méthode employée par l'auteur est incapable de mettre en évidence convenablement les terminaisons en question.

LANGHANS (1897) a étudié les muscles propres du pied dans un cas de tabès. Les fuseaux y étaient normaux, sauf peut-être en ce qui concerne leurs nerfs. L'auteur admet comme vraisemblable que quelques nerfs à myéline ont disparu dans certains fuseaux. Il conclut ainsi en se fondant sur la diminution du nombre des fibres nerveuses par rapport à celui des fibres musculaires, dans les coupes transversales. Il fait d'ailleurs remarquer qu'on ne peut arriver ainsi qu'à une probabilité. Il y avait en outre, dans l'espace vaginal, beaucoup de capillaires sanguins à paroi épaisse.

5° Dystrophies musculaires de causes diverses.

Dans les cachexies de causes diverses les fuseaux ne paraissent pas être intéressés. Mais l'amaigrissement, l'amyotrophie, les mettent en évidence au sein du muscle. FRÆNKEL (1878) et MILLBACHER (1881), ayant trouvé de nombreux fuseaux dans les muscles de sujets qui avaient succombé à la phtisie pulmonaire ou à d'autres maladies cachectisantes, crurent que ces formations étaient pathologiques.

Dans l'*intoxication phosphorée*, SIEMERLING (1889) trouva de la graisse dans les fibres musculaires fusales.

Dans la *maladie de Basedow*, ASKANAZY (1898) trouva quelques lésions (qui nous semblent douteuses) dans les fibres musculaires fusales.

LANGHANS (1897) trouva, chez les *crétins*, trois modifications dans les fuseaux neuromusculaires : l'exfoliation de la capsule lamelleuse à l'intérieur de l'espace vaginal, d'où résulte un rétrécissement de cet espace et une texture plus lâche de la capsule (texture paciniforme, PILLIET); — l'excrétion de mucine dans l'espace vaginal, ce qui doit

augmenter la consistance du liquide ; — l'épaississement et la densification du tissu conjonctif lâche intra- et périfasciculaire.

L'auteur ajoute cette réserve expresse que les lésions qu'il décrit ne sont probablement pas spéciales au crétinisme.

Résultats généraux.

Les nombreux documents anatomopathologiques que nous venons de rapporter peuvent se résumer ainsi qu'il suit :

1° A ne juger que d'après l'état de leur capsule lamelleuse et de leurs fibres musculaires, les fuseaux jouissent d'une certaine immunité dans des maladies très diverses qui s'accompagnent d'amyotrophie. La disparition partielle ou totale des fibres musculaires ordinaires met les fuseaux en évidence.

2° Les lésions et la destruction du neurone moteur périphérique, quelle qu'en soit la cause, n'ont pas de retentissement atrophique sur les fibres musculaires des fuseaux. Celles-ci persistent pendant très longtemps intactes, alors que les fibres musculaires ordinaires voisines ont complètement disparu.

3° Dans certains cas (crétins, Langhans) on a trouvé des lésions indiscutables des fuseaux. Il est à présumer qu'une observation plus attentive ferait rencontrer des altérations analogues dans beaucoup de cas où une étude superficielle a fait juger ces organes sains.

4° Nous ne savons à peu près rien des modifications pathologiques possibles des nerfs à myéline, et absolument rien des lésions des terminaisons sensitives. Ces terminaisons étant l'organe le plus délicat des fuseaux, c'est à leur niveau qu'il y a lieu de chercher les lésions — notamment dans le tabès — en employant les méthodes de l'histologie normale.

5° Les observations anatomopathologiques correctement faites et interprétées — et notamment celle, si remarquable, de Forster — sont tout à fait favorables à l'hypothèse d'après laquelle les fuseaux sont des organes sensitifs des muscles.

CINQUIÈME SECTION

PHYSIOLOGIE DU FUSEAU NEUROMUSCULAIRE (1)

La physiologie du fuseau comprend l'examen des questions suivantes : 1° signification physiologique générale des fuseaux neuro-

(1) Ce sujet a été bien traité par Baum (1899).

musculaires; 2° mécanisme histophysiologique du fonctionnement du fuseau; 3° nature des sensations perçues par les fuseaux. La troisième question sera traitée seulement après que nous aurons fait l'étude des autres dispositifs nerveux kinesthésiques.

§ I. — Signification physiologique générale des fuseaux neuromusculaires.

Il n'est guère d'histologistes qui, s'étant occupés des fuseaux neuromusculaires, n'aient émis une opinion sur la signification de ces organes. Ces opinions nous sont dès maintenant en partie connues; il est cependant nécessaire de les présenter d'une manière synthétique. Quelques auteurs, en présence de l'insuffisance des faits connus, se sont sagement abstenus de prendre parti pour l'une ou l'autre des théories émises avant eux. Tels sont Ranvier (1878), Golgi (1880), Roth (1880), Mays (1884), Cattaneo (1887), Dogiel (1890), Christomanos et Strössner (1891). Les théories émises successivement sont au nombre de trois :

1° Théorie considérant les fuseaux comme des *centres de multiplication des fibres musculaires* (Weismann-Kœlliker);

2° Théorie considérant les fuseaux comme des *faisceaux de fibres musculaires en voie de régression* (Frænkel-Millbacher);

3° Théorie considérant les fuseaux comme des *organes sensitifs des muscles* (Kerschner-Ramon y Cajal).

Les deux premières théories n'ont plus qu'un intérêt historique : aussi serons-nous brefs en les exposant.

A. — *Théorie des fuseaux considérés comme centres de multiplication des fibres musculaires.*

Weismann (1861) s'attacha à démontrer que des fibres musculaires prennent naissance par fissuration longitudinale de grosses fibres préexistantes. Sa thèse s'appuie en partie sur l'existence de paquets de fibres musculaires grêles, reliées entre elles, que Kœlliker identifia avec les *Muskelknospen* qu'il venait de découvrir (1862). Kœlliker fit sienne la conception de Weismann en la développant. Cette théorie fut soutenue par Kühne (1863, 1864), qui l'entoura de prudentes réserves, par Bremer (1883), Trinchese (1885, 1891), Félix

(1888, 1889), Franqué (1890), Santesson (1890), Thanhoffer (1892), etc.

En dehors des erreurs d'observation, qu'il n'y a pas lieu de rappeler, cette théorie s'appuyait principalement sur les caractères embryonnaires des fibres musculaires fusales, leur réunion en faisceaux, l'accumulation de noyaux en une certaine région de leur longueur, la diminution (apparente) du nombre des fuseaux à mesure que l'âge augmente, etc. : faits tous exacts. Des objections sérieuses avaient été faites par Ranvier (1878) et par Mays (1884) à cette théorie, qui a été définitivement réfutée par Kerschner (1888-*a*, 1892, 1893) et par Christomanos et Strössner (1891). Il nous semble inutile de reproduire ici les arguments de ces auteurs. Sans parler des découvertes capitales, tant histologiques que physiologiques, nótamment dans le domaine des terminaisons nerveuses, rappelons que la théorie en question n'a jamais pu expliquer d'une manière satisfaisante le caractère unifasciculaire des fuseaux des Reptiles, l'existence d'une gaine lamelleuse et d'un espace vaginal, ni montrer de transitions entre les fibres musculaires fusales présumées embryonnaires et les fibres musculaires adultes ou ordinaires.

Kœlliker, qui avait conservé son opinion première en 1889, y a formellement renoncé en 1899.

B. — *Théorie des fuseaux considérés comme points de myosclérose.*

Cette théorie a son origine dans l'étude (faite par des anatomopathologistes — qui sont d'ailleurs restés seuls de leur avis) de coupes transversales de fuseaux, coupes fournissant des images qu'on n'identifia pas avec celles fournies par la dissociation. Elle résulta aussi de ce qu'on partit de muscles pathologiques, amaigris ou atrophiés, dans lesquels le nombre des fuseaux est *relativement* augmenté. Ajoutons qu'il y a une analogie grossière entre la capsule lamelleuse et les zones de sclérose périglomérulaires de la néphrite chronique interstitielle.

Frænkel (1878), surtout Millbacher (1881) et Eichhorst (1888), tombèrent dans cette erreur. Babinski, qui l'avait aussi commise (1884), considéra ultérieurement les fuseaux comme des formations physiologiques (1888, 1889).

Cette théorie dut tomber, dès que Félix (1888, 1889) et Kerschner (1888-*a*) eurent montré l'identité des prétendus points de sclérose périfasciculaire avec les fuseaux entièrement normaux pris dans des muscles sains.

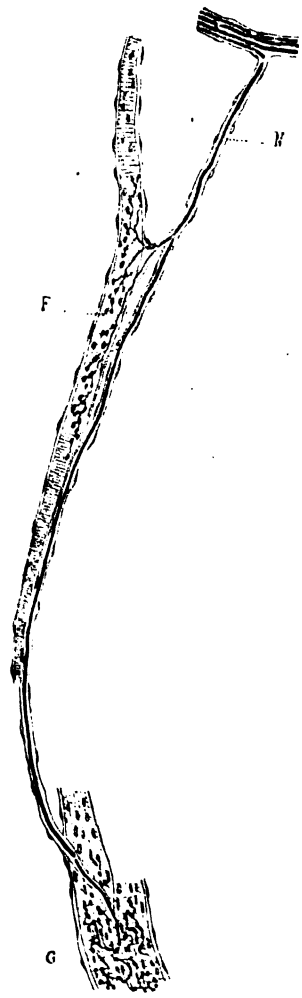


Fig. 24. — Innervation d'un fuseau neuromusculaire et d'un organe de Golgi, par les branches de bifurcation de la même fibre nerveuse. (Chat nouveau-né, méthode à l'or de Ranvier).

N, fibre nerveuse myélinique, qui abandonne une branche au fuseau F, et va se terminer ensuite dans un organe de Golgi.
Gr. = environ 50 d.
D'après Weiss et Dutil (1896).

Roth (1880) et Golgi (1880), qui partirent aussi de l'étude des coupes transversales des fuseaux de l'Homme, les considérèrent d'ailleurs et de suite comme des formations parfaitement physiologiques.

C. — *Les fuseaux, organes sensitifs des muscles.*

C'est à Kerschner (1888-*a*) que revient le mérite de s'être le premier prononcé en faveur de cette opinion, après avoir réfuté les deux précédentes par des arguments définitifs. A peu près en même temps, et indépendemment de lui, Ramon y Cajal (1888) arrivait à la même conception physiologique des fuseaux.

Auparavant, Kühne (1864), peu satisfait de la théorie de Kœlliker, s'était demandé si les fuseaux ne jouaient pas un rôle dans la contraction synergique de tout le muscle ; et Renaut (1878) avait émis l'idée que les fuseaux unifasciculaires des Batraciens et des Reptiles sont des « signaux » agissant dans le sens indiqué par Kühne. Mays (1884) envisage, malheureusement sans s'y arrêter, l'hypothèse d'après laquelle les fuseaux seraient des organes sensibles. Sans avoir connaissance des travaux de Kerschner, Pilliet (1890) et Onanoff (1890) adoptèrent la même opinion, à laquelle Christomanos et Strössner (1891) se rallièrent aussi par exclusion. Depuis cette époque, surtout après les recherches de Sherrington (1894), tous les auteurs, et notamment Ruffini, qui

se sont occupés des fuseaux, les ont considérés comme des organes sensitifs des muscles.

Cette opinion, définitivement établie aujourd'hui, s'appuie sur des preuves de trois ordres : — morphologiques, expérimentales et anatomopathologiques, — que nous avons exposées, en leur lieu, dans les plus grands détails. Il est donc inutile d'y revenir ici (1).

§ II. — Mécanisme histophysiologique du fonctionnement du fuseau (2).

Reprenons, pour l'exposé de cette question, la conception du fuseau demi-schématique telle qu'elle a été donnée au début de ce chapitre : une fibre musculaire, recevant au moins une terminaison motrice, et se trouvant en rapport au moins avec une terminaison sensible ; celle-ci étant enfermée dans une capsule pleine de liquide (*fig. 3*, p. 18).

Nature de l'excitant du fuseau.

De quelle nature est l'excitation perçue par la terminaison sensitive ? La disposition si remarquable de la terminaison annulo-spirale, qui rappelle les solénoïdes électriques, pourrait faire croire à un esprit superficiel et porté aux généralisations, que le courant nerveux moteur détermine un courant nerveux induit dans la terminaison sensitive. Rejetons immédiatement, avec Baum, cette hypothèse. Elle ne trouve aucun appui dans nos connaissances actuelles en physiologie nerveuse ; d'autre part elle a contre elle ces deux faits : les terminaisons motrice et sensitive n'ont en aucune façon les rapports réciproques d'un inducteur et d'un induit électriques, et la disposition spirale de la terminaison sensitive est absolument contingente.

L'excitation est produite par la contraction du muscle. Est-elle produite exclusivement par la contraction du faisceau de Weismann, ou bien les fibres musculaires ambiantes agissent-elles aussi indirectement, par compression, sur les fibres musculaires fusales ? En d'autres termes, les terminaisons nerveuses sensitives sont-elles

(1) Rappelons que le fait, jusqu'ici unique, observé par Weiss et Dutil (1896), — à savoir qu'une même fibre nerveuse myélinique peut innerver à la fois un fuseau et un organe de Golgi, par ses branches de bifurcation (*fig. 24*), — constitue une preuve péremptoire, parmi beaucoup d'autres, de la signification sensitive des fuseaux.

(2) Cette question a été abordée par les auteurs suivants : Forster (1894), Sherrington (1894), Langhans (1897), Cipollone (1898), Ruffini (1898) et Baum (1899). Ruffini étudie principalement la nature des sensations perçues par les divers organes sensitifs des muscles, question que nous traiterons ultérieurement.

sensibles aux excitations extrinsèques ou seulement aux excitations intrinsèques ?

Sherrington admit qu'une excitation mécanique, sous forme d'une pression des fibres musculaires ambiantes sur la capsule, met en jeu habituellement les nerfs sensitifs du fuseau. L'excitation serait donc extrinsèque. A l'appui de cette manière de voir, il cite l'expérience suivante : On dissèque et on sépare un muscle de ses insertions tendineuses, tout en respectant ses relations nerveuses, sur un animal vivant. Si ensuite on exerce une pression ou une traction sur ce muscle, on détermine une incitation nerveuse centripète qui se traduit par la contraction des antagonistes. Sherrington croyait avoir éliminé, avec le tendon, tous les organes musculo-tendineux de Golgi et conservé seulement les fuseaux : ceux-ci auraient donc été excités par une pression extrinsèque. En réalité, dans cette expérience, tous les organes de Golgi et tous les corpuscules paciniformes des muscles n'ont pas été éliminés ; car il en existe dans les septa fibreux qui cloisonnent le muscle.

Forster (1894) et Langhans (1897) ont aussi admis la possibilité d'une excitation extrinsèque, tout en donnant la part la plus importante au faisceau de Weismann.

L'excitant normal est la contraction des fibres musculaires fusales.

Avec Cipollone et Baum, nous pensons au contraire que *l'excitant normal, physiologique du fuseau est la contraction des fibres musculaires fusales*. Le rôle de la capsule lamelleuse est de protéger les terminaisons sensibles précisément contre les excitations extrinsèques, telles que celles qui résulteraient de la contraction des fibres musculaires voisines. Autrement dit, le dispositif capsulaire est organisé de façon à maintenir la pureté des excitations dues à la contraction des fibres fusales. Quant au liquide qui remplit la cavité vaginale, il sert d'abord de milieu de soutènement aux terminaisons nerveuses sensibles, compliquées et délicates, et vraisemblablement aussi (Langhans), puisqu'il paraît contenu dans une cavité close difficilement extensible, à transmettre intégralement, également partout et instantanément, les variations de pression.

Excitation mécanique.

La contraction des fibres musculaires fusales s'accompagne évidemment d'une augmentation de diamètre. On comprend aisément que cette augmentation de diamètre excite les terminaisons spirales enroulées autour des fibres, les tiraillant d'autant plus que la contraction est plus forte. Un tel mécanisme avait déjà été indiqué par Sachs (1874) à propos des terminaisons épimysiales qu'il avait découvertes chez la Grenouille.

Nous devons toutefois déclarer que cette explication purement mécanique ne nous donne pas toute satisfaction parce qu'elle n'apporte aucun éclaircissement physiologique sur plusieurs détails structuraux. Tout d'abord, elle attache une importance qui nous paraît exagérée au dispositif annulo-spiral des terminaisons nerveuses sensitives : cette forme de terminaison, quelque remarquable qu'elle soit, est très contingente ; il y a des animaux (la Grenouille par exemple) chez lesquels elle fait complètement défaut. On doit convenir que l'augmentation de diamètre des fibres musculaires doit agir beaucoup moins efficacement sur des terminaisons en arborisations polymorphes. Cette objection n'a qu'une valeur minime. Celle-ci est plus importante : Quelle explication la théorie purement mécanique donne-t-elle de la disparition de la substance contractile et de l'accumulation des noyaux dans la région des fibres musculaires qui est en rapport avec les terminaisons sensitives ? Aucune. Les modifications structurales des fibres musculaires, à ce niveau, ne sont pas constamment aussi marquées, mais elles existent presque toujours à un certain degré. Leur signification physiologique, qui n'a jamais été envisagée jusqu'ici, nous échappe.

Signification énigmatique des particularités structurales des fibres musculaires fusales.

Quoi qu'il en soit, il est hors de doute que l'agent d'excitation normal de beaucoup le plus important (1) des terminaisons sensibles du fuseau, c'est la contraction des fibres musculaires fusales. On doit admettre que l'intensité de l'excitation — et par suite, de la sensation — est proportionnelle à l'intensité de la contraction des fibres.

Ces fibres musculaires ne jouent évidemment aucun rôle dans l'effet mécanique global produit par la contraction du muscle ; elles sont exclusivement adaptées à leur rôle d'excitant des terminaisons sensibles ; cela explique leur gracilité et le peu de développement de leur substance contractile.

La découverte de Cipollone (1898) et de Perroncito (1901) — montrant (chez les Reptiles) que les fibres nerveuses motrices des fuseaux sont des collatérales des fibres qui apportent l'incitation nerveuse aux fibres musculaires ordinaires — nous ouvre de nouveaux et intéressants aperçus physiologiques sur le rôle des fuseaux. Le même ordre nerveux qui commande la contraction du muscle ou d'un groupe de fibres musculaires, en vue de l'accomplissement d'un mouvement

(1) Il est bien probable que les fortes excitations extérieures, telles que le pincement ou une forte pression exercée sur le muscle, excitent les terminaisons sensibles des fuseaux à travers la capsule lamelleuse en produisant des sensations douloureuses.

Automatisme de la mise en jeu du fuseau.

déterminé, met en jeu les fuseaux *automatiquement.* Le courant nerveux moteur se partage au niveau du point de raccordement de chaque collatérale fusale, en un *courant principal,* qui se rend aux fibres musculaires communes, et un *courant dérivé,* de faible intensité, qui reste proportionnel au premier dans toutes les variations produites par la volonté. Le fuseau neuromusculaire nous apparaît donc comme un *appareil enregistreur automatique de la contraction musculaire,* un dynamomètre (Ramon y Cajal, 1899), ou plus exactement un *systoles-thésiomètre.*

Systoles-thésiomètre.

CHAPITRE III

DISPOSITIFS TERMINAUX DIVERS DES NERFS SENSITIFS MUSCULAIRES

§ Ier. — Terminaisons des nerfs musculaires sensitifs de Reichert et Kœlliker.

On sait (*voy.* chap. Ier) que Reichert (1851) (1) et Kœlliker (1862) ont décrit dans le muscle peaucier thoracique de la Grenouille les premiers nerfs musculaires centripètes connus; qu'une partie de ces fibres nerveuses sont indépendantes des fuseaux neuromusculaires, mais que leur nature sensitive résulte indubitablement des expériences de Sachs (1874). Comment se terminent ces fibres nerveuses sensibles indépendantes des fuseaux?

Observations disparates d'auteurs divers.

Pour Kœlliker (1862 (2), 1889) elles le font par des extrémités amyéliniques, fines et libres, dans le tissu conjonctif, en majeure partie à la surface externe du muscle.

Tschiriew (1879) (3) opine dans le même sens et plus affirmativement : puisqu'il prétend que les nerfs sensitifs musculaires se terminent exclusivement dans les aponévroses.

Odenius (1872) (4) et Sachs (1874), au contraire, admettent que ces nerfs se terminent en partie dans le périmysium externe et dans le

(1) Reichert (1851) ne vit pas les terminaisons des fibres nerveuses sensibles. Il traitait les muscles par une solution de potasse à 10 p. 100.

(2) Kœlliker (1862) traitait les muscles par les acides dilués : acide acétique (de 8 à 16 gouttes pour 100 c.c. d'eau), acide chlorhydrique et acide azotique à 1 p. 100, suc gastrique artificiel. L'acide acétique donne les meilleurs résultats.

(3) Tschiriew (1879) utilisa principalement la méthode de Ranvier au jus de citron et au chlorure d'or.

(4) Odenius (1872) employa la méthode suivante : les muscles sont soumis pendant vingt-quatre heures à l'action de l'acide acétique dilué (12 à 16 gouttes pour 100 c.c. d'eau), puis pendant vingt-quatre heures à l'action de l'acide chromique (1 gramme p. 60 à 75 c.c. d'eau), enfin étudiés dans la glycérine.

tissu conjonctif qui sépare les fibres musculaires, en partie sur les fibres musculaires elles-mêmes. ODENIUS étend ses conclusions aux muscles minces abdominaux de la Souris ; et SACHS généralise les siennes à des animaux divers, représentant les cinq classes des Vertébrés. Les observations peu précises d'ARNDT (1873) se rapprochent des précédentes (1). La description de SACHS (2) mérite d'être rapportée avec quelques détails. Pour cet auteur, les fines fibres amyéliniques nucléées (fibres de Remak), par lesquelles se terminent les fibres nerveuses sensitives décrites par REICHERT et KŒLLIKER, cheminent le long des fibres musculaires, puis décrivent autour d'elles des tours de spire, à la manière des vrilles de la vigne, ou des rameaux du lierre. Ce curieux mode de terminaison, — précurseur des terminaisons spirales des fuseaux, — serait d'ailleurs fort difficile à observer, d'après SACHS lui-même ; et le dessin qu'il en donne est peu démonstratif. L'auteur émet, au sujet du mécanisme de l'excitation de telles terminaisons, des considérations intéressantes, qui sont encore applicables aux terminaisons sensitives des fuseaux.

Les terminaisons nerveuses décrites et considérées comme sensitives par BUCHALOFF (1889), dans les muscles des membres de la Grenouille traités par le bleu de méthylène, n'ont rien de commun avec les descriptions antérieures. Il s'agit de fibres nerveuses myéliniques, qui se terminent par une arborisation amyélinique *sur le sarcolemme* des fibres musculaires au sein de groupes de cellules rondes ou ovales. Ces cellules se colorent par le bleu ; leur taille est variable ; les plus grosses possèdent un noyau nucléolé ; les plus petites seraient fréquemment « sans noyau » (3).

Toutes les investigations antérieures relatives aux terminaisons des fibres nerveuses de REICHERT, KŒLLIKER, etc., ont été reprises par LANDAUER (1892), avec de nouvelles méthodes (4) et principalement dans des muscles de Grenouille privés de leurs nerfs moteurs par une

(1) ARNDT (1873) considère comme sensibles toutes les terminaisons nerveuses épilemmales, et comme motrices, les terminaisons hypolemmales. — Il employa le chlorure de sodium en solution à 1 p. 100, les acides dilués et le chlorure d'or.

(2) SACHS (1874) traitait les muscles par l'acide acétique à 1 p. 100 pendant vingt-quatre heures, ensuite il les lavait à l'eau distillée, et les traitait pendant vingt-quatre heures par l'acide picrique très dilué (1 goutte de solution picrique saturée pour 7 à 8 grammes d'eau) ; enfin il montait les preparations dans la glycérine. Le chlorure de palladium, le chlorure d'or et l'acide osmique ne lui donnerent pas de bons résultats pour l'étude des terminaisons nerveuses.

(3) Cette dernière phrase, empruntée à l'analyse de ce travail, donnee par LUKIANOFF dans le *Jahresbericht* de Hermann et Schwalbe (1889), autorise des doutes légitimes sur la valeur du travail de BUCHALOFF.

(4) LANDAUER employa, outre la méthode de SACHS, le bleu de méthylène (la coloration directe de Dogiel, de préférence à l'injection vasculaire), et surtout le chlorure d'or (procédé de Lœwit, avec les modifications de Bremer et de Thanhoffer).

section préalable (six semaines auparavant) des racines antérieures de la moelle. Cet auteur confirme bien les données de ses prédécesseurs relativement au trajet des fibres myéliniques non motrices dans les muscles. Mais il croit que la plupart de ces fibres nerveuses sont non point sensibles, mais vaso-motrices. Cette opinion est d'ailleurs rendue peu vraisemblable, sinon tout à fait inadmissible, par ce qu'ajoute LANDAUER au sujet de l'origine de ces mêmes fibres. Il les décrit et les figure (d'après des observations faites sur des grenouilles à racines antérieures non sectionnées) comme provenant, par bifurcation, des fibres motrices communes ! Or on sait aujourd'hui que les nerfs vasomoteurs appartiennent, par leurs cellules d'origine, au système sympathique, et qu'ils ne dérivent nullement de fibres nerveuses motrices cérébro-spinales.

Quant aux terminaisons nerveuses sensibles, LANDAUER n'a pu vérifier aucune des données de ses prédécesseurs (KŒLLIKER, ODENIUS, SACHS, TSCHIRIEW). Les fibres fines, restées saines dans les muscles après la section des racines antérieures, abordent les fibres musculaires, perdent leur myéline et se divisent en deux branches amyéliniques divergentes. Celles-ci s'appliquent à la surface de la fibre musculaire et se terminent en pointe après un court trajet rectiligne. Dans les muscles oculaires du Lapin, LANDAUER dit avoir trouvé des terminaisons analogues ; mais (les nerfs moteurs n'ayant pas été exclus) il ne peut affirmer leur nature centripète.

THANHOFFER (1892) annonce brièvement des résultats confirmatifs de ceux de LANDAUER.

Sans paraître avoir connaissance des travaux antérieurs, ROUGET (1896) a étudié, par la méthode du bleu de méthylène, les terminaisons sensitives dans les muscles de la Grenouille. La description qu'il en donne est obscure et insuffisante. La principale caractéristique de ces terminaisons, par rapport aux arborisations motrices, serait d'être, selon lui, épilemmales.

Les observations que nous venons de rapporter sont disparates : aussi la question appelle de nouvelles recherches.

§ II. — Les terminaisons en grappes, ou ombelliformes, des Amphibiens et des Reptiles.

Les *terminaisons en grappes* (TSCHIRIEW, 1879), ou mieux *ombelliformes* (BREMER, 1882) se rencontrent en abondance chez les

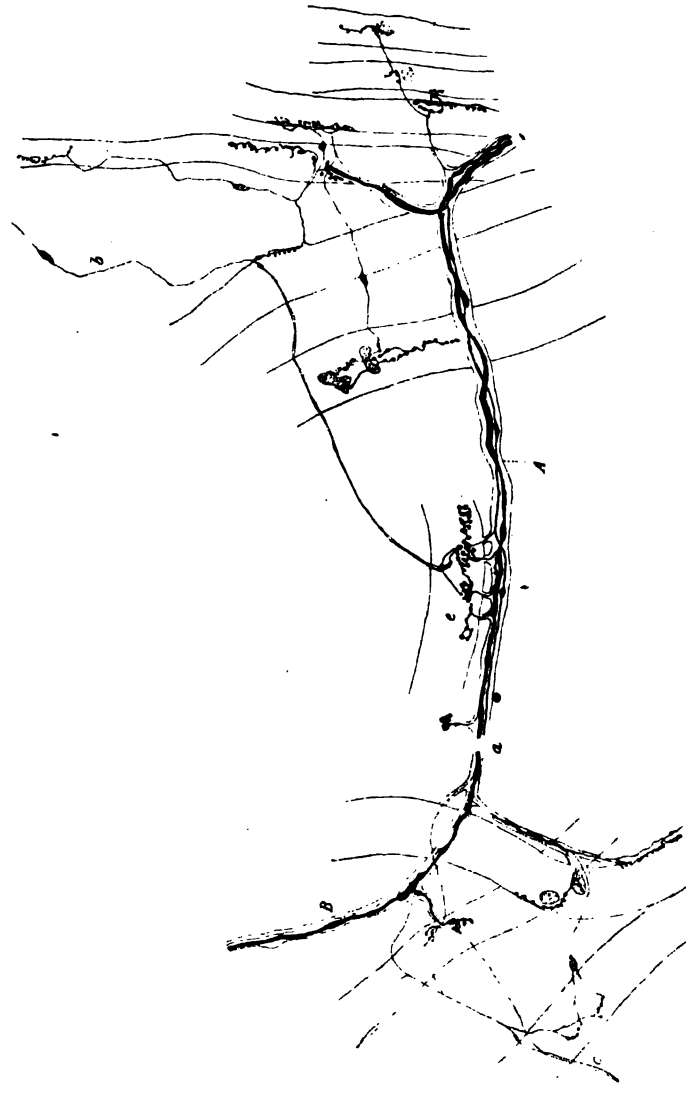


Fig. 25. – **Terminaisons nerveuses en grappes et plexus nerveux fibrillaire interstitiel daus le muscle lingual de la Grenouille.**

Le petit nerf A contient, dans la même gaine de Henle, une grosse et une petite fibres myéliniques. En B, la petite fibre a perdu sa gaine de myéline. En *a*, on a interrompu le dessin pour gagner de la place. De ces fibres nerveuses partent des fibrilles amyéliniques qui donnent des terminaisons ombelliformes aux fibres musculaires. De ces terminaisons partent de nouvelles fibrilles qui gagnent d'autres terminaisons, en formant, avec des fibrilles semblables, des entrecroisements et des anastomoses plexiformes. En *b* et *c*, des fibrilles amyéliniques du système des nerfs A B rejoignent des systèmes voisins.

Méthode au chlorure d'or (Lœwit-Bremer).

D'après Bremer (1883).

Amphibiens et les Reptiles (*fig. 25*). Elles sont fournies par des fibres amyéliniques (provenant elles-mêmes de fibres myéliniques fines) ou par des fibres myéliniques fines directement. Elles consistent essentiellement en un épanouissement de fines fibrilles ramifiées et terminées chacune par un renflement en bouton, à la surface d'une fibre musculaire. La semelle protoplasmique semée de noyaux, qui sert de substratum aux plaques motrices, reste ici très rudimentaire. Les fibres musculaires qui reçoivent ces terminaisons se différencient fréquemment des autres, soit par leur faible diamètre, soit par leurs caractères structuraux (striation large, protoplasma abondant). Les ombelles terminales présentent la plus grande diversité de forme et de taille.

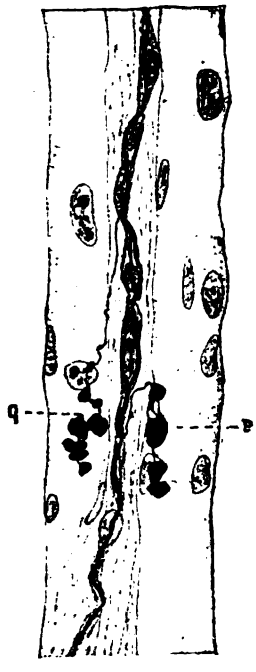


Fig. 26. — Terminaisons nerveuses épimysiales, en grappes, sensibles (?), dans un muscle droit de l'œil du Lapin.

Coloration des nerfs par le bleu de méthylène; fixation par le procédé de Bethe: coupe longitudinale; coloration par le carmin aluné. — Une fibre myélinique chemine entre deux fibres musculaires, et leur abandonne deux collatérales amyéliniques, qui se terminent par les petites grappes *a* et *b*.
Gr. = 450 d.
D'après Huber (1898).

Tschiriew (1879), qui découvrit les terminaisons en grappes, ne les considéra pas comme sensitives, mais crut, d'ailleurs à tort, qu'il s'agit ici de terminaisons nerveuses en voie de développement.

Signification discutée.

Bremer (1882), qui donna de ces terminaisons nerveuses une excellente description, émit l'hypothèse d'après laquelle elles seraient sensitives. L'année suivante (1883), il montra que, constamment, les fibres musculaires des fuseaux (1) reçoivent, à distance de leur renflement, une terminaison ombelliforme (Reptiles). Considérant comme motrice la terminaison nerveuse qui se fait au niveau du renflement du fuseau, il pense que la terminaison ombelliforme est, de son côté, sensitive. Les recherches ultérieures ont prouvé que l'opinion inverse était au contraire la bonne.

Landauer (1892) trouva que, chez la Grenouille, les terminaisons en grappes dégénèrent avec les terminaisons motrices communes

(1) Les fuseaux sont, pour Bremer, des fibres musculaires communes en voie de développement.

Fig. 27. — Terminaisons nerveuses en grappes, sensibles (?), épimysiales, dans un muscle droit de l'œil du Lapin.

Mêmes explications que pour la fig. 26. — La fibre myélinique abandonne ici une série de collatérales à la fibre musculaire. *a*, branche terminale.
D'après Huber (1898).

(buissons de Kühne) après la section des racines antérieures. Elles ne sont donc point sensitives. Thanhoffer (1892) est du même avis.

Giacomini (1898-*a*) étudie à son tour les terminaisons en grappes des Reptiles, qu'il trouve sur les fibres musculaires des fuseaux et sur les fibres musculaires ordinaires. Il se rallie à l'opinion de Bremer, et les rapporte à un dispositif sensitif.

C'est Perroncito (1902), qui nous paraît avoir démontré définitivement que les terminaisons en grappes ou ombelliformes des Reptiles sont, non point sensitives, mais motrices. Sans insister sur la situation épilemmale ou hypolemmale de l'arborisation nerveuse terminale, qu'il est extrêmement difficile d'apprécier, Perroncito fait valoir en faveur de la signification motrice des terminaisons en question les arguments suivants :

a) Jamais on ne voit une même fibre musculaire recevoir à la fois une terminaison en plaque et une terminaison en grappe (Tschiriew). Comme chaque fibre musculaire reçoit nécessairement au moins une terminaison motrice, il faut bien admettre que les terminaisons en grappes sont motrices.

b) Il existe des formes de transition entre les plaques motrices typiques et les ombelles, également typiques.

c) On voit fréquemment partir d'une plaque motrice une, quelquefois plusieurs fibrilles amyéliniques (ultraterminales de Ruffini, 1900), qui se terminent par une ou plusieurs grappes sur des fibres musculaires voisines. On voit aussi partir de fibres nerveuses myéliniques, indiscutablement motrices, des collatérales myéliniques, ou amyéliniques qui aboutissent à des term-

naisons en grappes plus ou moins typiques, sur des fibres musculaires de fuseau ou des fibres musculaires ordinaires.

Ce dernier argument paraît décisif et nous oblige à faire des terminaisons nerveuses ombelliformes des Reptiles une variété des terminaisons motrices, de signification encore énigmatique.

§ III. — Les terminaisons en pinceaux chez les Sélaciens.

L'étude des muscles de divers Sélaciens (Torpille, Raies, etc.), faite au moyen du bleu de méthylène, a fait découvrir à Poloumordwinoff (1898) des terminaisons particulières. Les nerfs auxquels

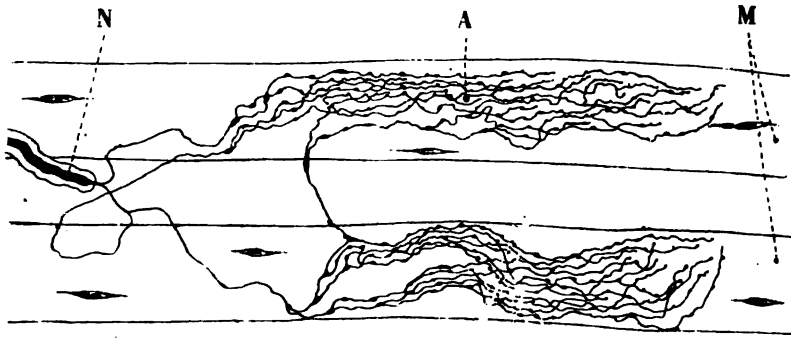


Fig. 28. — Terminaisons nerveuses en pinceaux dans les muscles de la Torpille ; coloration par le bleu de méthylène.

N. fibre nerveuse à myéline; M, fibres musculaires; A, terminaisons en pinceaux. D'après Poloumordwinoff (1898).

appartiennent ces terminaisons se présentent toujours sous forme de larges fibres à myéline à ramifications successives. A une faible distance de l'appareil terminal, chaque fibre se ramifie une dernière fois en deux ou trois branches, qui perdent bientôt leur myéline. Le cylindraxe nu se subdivise en plusieurs filaments, et chacun de ceux-ci fournit un pinceau de fibrilles terminales variqueuses et grêles, qui s'applique sur le sarcolemme d'une fibre musculaire (*fig. 28*). Les terminaisons sont disposées ordinairement par petits groupes sur des fibres musculaires voisines les unes des autres. La gaine de Henle de la fibre nerveuse couvre les terminaisons et se confond avec le sarcolemme. Les terminaisons de deux fibres musculaires voisines

sont fréquemment anastomosées. Au niveau du pinceau terminal, la fibre musculaire montre de nombreux noyaux. Tel est l'aspect de ces terminaisons, que Poloumordwinoff considère comme sensitives, dans les muscles des nageoires de la Torpille.

Chez les Raies et chez les Terres chaque filament amyélinique résultant de la dernière bifurcation du cylindraxe fournit deux pinceaux qui se dirigent en sens opposés sur la même fibre musculaire.

Cette description a été confirmée récemment par Cavalié (1902-*a*).

§ IV. — Les terminaisons en paniers et en réticelles des Poissons et des Amphibiens.

L'existence de terminaisons nerveuses placées à l'extrémité des fibres musculaires, et coiffant celles-ci à la manière d'un bonnet ou d'un panier, a été signalée par Retzius (1892) chez la Myxine. Giacomini (1898- *b* à *f*) a observé le même fait, dans les muscles métamériques du tronc, chez les Poissons (Sélaciens et Téléostéens), les Amphibiens urodèles et les larves d'Amphibiens anoures. Il a donné à ces terminaisons le nom de *terminaisons en paniers*, et les a considérées comme sensitives. Tout récemment, Ceccherelli (1904) a retrouvé ces terminaisons dans les muscles dorsaux des Amphibiens anoures adultes.

Dans les muscles des membres des Amphibiens urodèles, Giacomini (1898-*c*) a aussi décrit des *terminaisons en réticelles* qui ont beaucoup de rapport avec les précédentes.

Paniers de Giacomini.

On sait que les muscles du tronc des Poissons forment deux masses latérales symétriques, étendues tout le long du corps. Ces masses sont divisées en segments métamériques successifs (ou myomères), qui sont séparés les uns des autres par des septa de tissu fibreux, appelés *myocommes*, sur les faces crâniale et caudale desquels les fibres musculaires prennent leur insertion. La même disposition persiste pour les muscles du tronc chez les Amphibiens urodèles, et se retrouve, à l'état de vestiges, chez les Amphibiens anoures adultes. Chez les Poissons et les Urodèles, Giacomini (1898-*b*, *d*, *f*) a montré que les septa fibreux des myocommes sont parcourus par un riche plexus de fibres nerveuses à myéline. Ces fibres se divisent et se subdivisent puis elles donnent des terminaisons amyéliniques qui enchâssent les extrémités des fibres musculaires des myomères. Ces terminaisons consistent en fibrilles amyéliniques très fines, variqueuses, entrecroi-

sées (ou même anastomosées), qui enveloppent la fibre musculaire, et se prolongent parfois isolément jusqu'à une certaine distance de son extrémité (*fig. 29*). Il n'y a pas de semelle granuleuse au niveau de cette arborisation, dont la position est probablement épilemmale. Chaque fibre musculaire, pourvue à chacune de ses extrémités d'une de ces terminaisons en paniers, reçoit aussi, vers son milieu, une terminaison indiscutablement motrice.

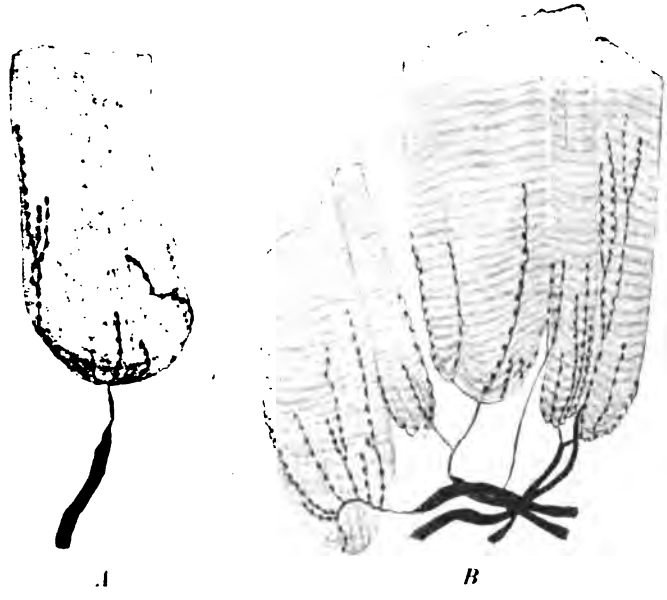


Fig. 29. — Terminaisons en paniers sur des fibres musculaires des muscles dorsaux de *Bombinator igneus*. Méth. à l'or de Lewit-Ruffini.

D'après Cecchherelli (1904).

Giacomini (1898-*e*) retrouva les mêmes dispositifs chez les larves, non seulement des Urodèles, mais encore des Anoures. En revanche, il les chercha vainement chez les Anoures adultes.

Dans les muscles des membres des Urodèles, le même auteur (1898-*c*) vit des terminaisons en paniers tout à fait analogues à celles des myomères. Il constata que la même fibre nerveuse à myéline donne quelquefois, d'une part, des terminaisons en plaques sur les tendons, d'autre part, des terminaisons en paniers. En outre, beaucoup de fibres musculaires sont entourées soit individuellement, soit par petits groupes, tant dans le voisinage qu'à distance des insertions

Réticelles de GIACOMINI.

tendineuses, par des plexus ou *réticelles* de fibres amyéliniques entre-croisées diversement. Ces réticelles constituent le dispositif terminal

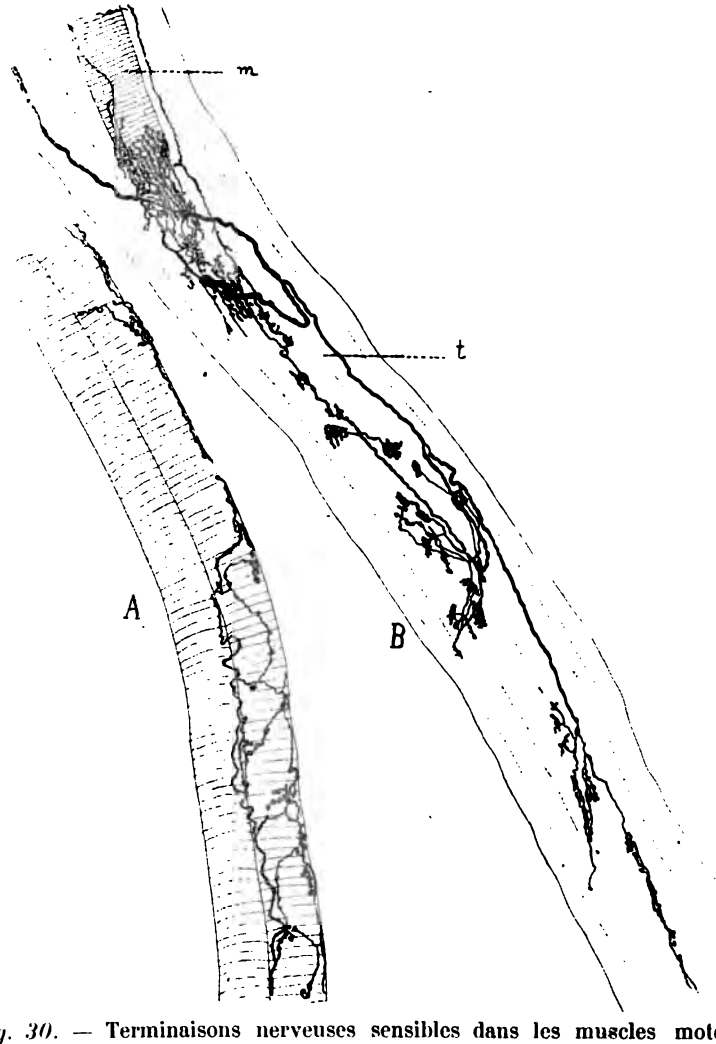


Fig. 30. — Terminaisons nerveuses sensibles dans les muscles moteurs du globe oculaire du Dromadaire: méthode à l'or.

D'après CERVATIN (1902).

En A, la terminaison nerveuse rappelle les réticelles de GIACOMINI; en B, une même fibre myélinique donne une terminaison en panier à la fibre musculaire M, et des terminaisons variées au tendon *t*.

de fibres myéliniques; les filaments grêles et variqueux portent des ramuscules latéraux courts qui se terminent par des extrémités libres

renflées. Ces dispositifs terminaux ne sont circonscrits par aucune gaine; mais — à ce détail près — ils rappellent les arborisations qui enveloppent certains fuseaux des Reptiles. On peut donc les considérer comme *les premières ébauches des fuseaux dans la série des Vertébrés.*

Giacomini rapproche toutes ces variétés de terminaisons observées chez les Poissons et les Amphibiens, et les considère comme des dispositifs terminaux sensitifs moins élevés en organisation que les fuseaux. En faveur de cette signification physiologique, il fait valoir l'absence (chez les Poissons) de fuseaux musculaires et de plaques tendineuses, l'existence d'autres terminaisons motrices indiscutables sur les mêmes fibres musculaires, et surtout la communauté de distribution d'une même fibre nerveuse d'une part au tendon, d'autre part aux fibres musculaires (dans les muscles des membres des Urodèles).

L'opinion de Giacomini a été admise par Ruffini (1899). Tout récemment un élève de ce dernier, Ceccherelli (1904) a décrit et figuré des terminaisons du même genre (*fig. 29*) que les paniers de Giacomini — mais non plexiformes — dans les muscles dorsaux de trois Amphibiens anoures adultes (*Bombinator igneus, Rana viridis, Bufo viridis*). Il les considère également comme sensitives.

Toutefois Perroncito (1902) a rencontré dans les muscles de certains Reptiles des terminaisons nerveuses semblables à des *plaques motrices*, mais occupant la même situation que les paniers de Giacomini, à l'extrémité des fibres musculaires. Il critique quelques-uns des arguments produits par Giacomini à l'appui de la signification sensitive des paniers. Cependant, tout en affirmant que les terminaisons vues par lui-même chez les Reptiles sont motrices, il réserve son opinion en ce qui concerne les Poissons et les Amphibiens (1).

§ V. — Les terminaisons atypiques dans les muscles oculaires des Mammifères.

Les nerfs sensitifs des muscles de l'œil, chez les Mammifères, sont contenus non point dans la branche ophtalmique du trijumeau, mais dans les troncs nerveux des nerfs des IIIe, IVe et VIe paires, considérés pourtant communément comme exclusivement moteurs. C'est du moins la conclusion qui ressort des expériences de Sherrington (1897,

(1) Technique des auteurs cités : Retzius se servit du bleu de méthylène : Giacomini Perroncito et Ceccherelli, de la méthode de Fischer-Lœwit au chlorure d'or, diversement modifiée.

1898). Ces fibres nerveuses sensitives proviennent en grande partie des organes musculotendineux de Golgi, généralement abondants

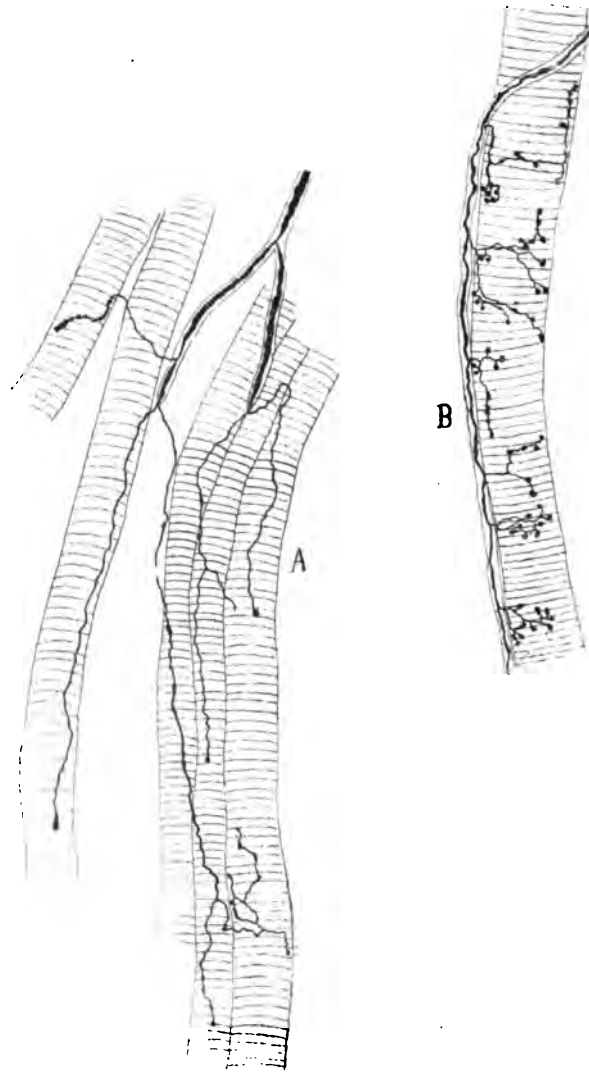


Fig. 31. - Terminaisons nerveuses sensibles (?) dans les muscles moteurs du globe oculaire.
D'après Crevatin (1901).

dans ces muscles, et de quelques fuseaux neuromusculaires, dont l'existence, longtemps niée, a été démontrée par Crevatin chez plusieurs

espèces de Mammifères. Les fibres musculaires reçoivent encore, outre des plaques motrices typiques, d'autres terminaisons épimysiales particulières, découvertes par Retzius (1892) chez le Lapin et considérées par lui comme motrices. Sherrington (1897) les retrouva mais ne se prononça pas nettement sur leur signification. Elles furent ensuite décrites en détail, chez le Lapin, par Huber (1899); chez le Lapin, le Bœuf, l'Ane et l'Homme, par Crevatin (1900). Ces deux derniers auteurs les considèrent comme sensitives.

Tandis que les plaques motrices ordinaires se distribuent presque exclusivement dans le tiers moyen de chaque muscle oculaire, les terminaisons spéciales dont il s'agit se rencontrent de préférence vers l'extrémité antérieure des muscles, au voisinage de la zone d'insertion tendineuse. Elles sont fournies par des fibres à myéline qui cheminent isolément ou par petits faisceaux, entourées d'une gaine de Henle, parallèlement aux fibres musculaires. Après un trajet parfois très long à partir de leur tronc d'origine, ces fibres, à segments interannulaires courts, arrivent près de l'extrémité antérieure des muscles. Là elles émettent, chemin faisant, des branches latérales qui se détachent au niveau des étranglements annulaires : branches courtes, d'emblée amyéliniques, ou perdant très rapidement leur myéline (*fig. 26, 27, 31*). Ces branches se jettent sur une ou plusieurs fibres musculaires voisines. Le dispositif terminal est assez variable : tantôt il consiste en un simple renflement, comparable au bouton terminal des terminaisons motrices du myocarde ou des muscles lisses (*fig. 31*, A), tantôt il consiste en une grappe formée d'un nombre variable de grains (*fig. 26, 27, 31* B). A ce niveau la fibre musculaire ne montre ni semelle granuleuse, ni amas de noyaux. Huber (1899) a pu voir, sur des coupes transversales des muscles (après coloration des terminaisons nerveuses par le bleu de méthylène et fixation du bleu par le molybdate d'ammoniaque) que ces terminaisons sont épilemmales (*fig. 32*).

Huber (1899) et Crevatin (1900) considèrent ces terminaisons nerveuses comme sensitives, en raison : *a*) de l'existence sur les mêmes fibres musculaires de plaques motrices typiques ; *b*) de la position épilemmale des dispositifs terminaux ; *c*) de leur situation au voisinage des tendons ; *d*) de l'absence, chez le Lapin, d'autres dispositifs terminaux (fuseaux musculaires, organes de Golgi ; cette raison n'est pas valable pour d'autres animaux). Aucun de ces arguments n'est à l'abri d'objections comme l'a fait voir Perroncito (1902).

Crevatin (1902) a récemment trouvé dans les muscles oculaires du

Dromadaire des terminaisons nerveuses dont quelques-unes sont un peu différentes des précédentes, quoiqu'elles appartiennent au même genre (*fig. 30*).

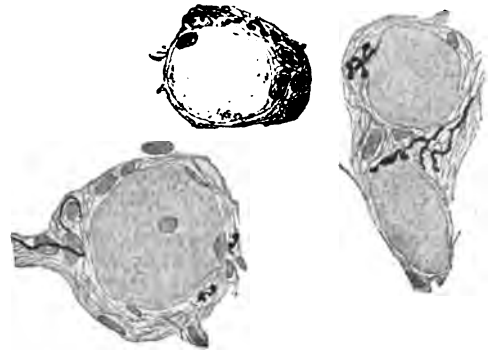


Fig. 32. — Coupe transversale de quatre fibres musculaires d'un muscle droit de l'œil du Lapin.

Même méthode que pour les deux figures 26 et 27. Les terminaisons, fortement colorées par le bleu de méthylène, sont situées en dehors du sarcolemme. D'après HUBER (1898).

Les unes sont de véritables grappes, d'autre des réticelles (comparables aux terminaisons décrites par GIACOMINI (1898-*c*) dans les muscles des membres des Urodèles) avec des ramifications terminées par des boutons ou de petites grappes (*fig. 30*, A). Dans un cas, il a vu une fibre myélinique volumineuse donner des ramifications multiples, dont les unes se terminaient par de petites plaques sur le tendon, tandis qu'une autre fournissait une terminaison en panier à l'extrémité d'une fibre musculaire. De cette dernière terminaison partaient des fibrilles remontant sur la fibre musculaire (*fig. 30*. B).

Cette dernière observation de CREVATIN est favorable à l'opinion qui considère comme sensitifs tous les dispositifs terminaux atypiques, variés dans leurs détails mais foncièrement analogues, qu'on a décrits dans les muscles oculaires (1).

§ VI. — Les terminaisons interstitielles en buissons.

Nous ne possédons sur cette catégorie de terminaisons que très peu de renseignements. KERSCHNER (1888-*b* et 1893) les mentionne

(1) Technique des auteurs cités : RETZIUS et HUBER ont employé la méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène ; CREVATIN, la méthode de Fischer-Lœwit au chlorure d'or, modifiée.

brièvement. Leur première description détaillée est due à Dogiel (1901) qui les a mises en évidence dans les muscles transverse et droits de l'abdomen, chez divers Mammifères (Cobaye, Lapin, Chien, Singe, Homme), par le bleu de méthylène. Dans un travail ultérieur, Dogiel (1903) décrit des terminaisons semblables dans les muscles intercostaux.

Ces terminaisons (*fig. 33*) sont fournies par de grosses fibres à myéline, qui, près de la région où elles doivent se terminer, présentent une succession de segments interannulaires courts, et se divisent en un bouquet de branches myéliniques également courtes. Chacune de ces branches fournit une terminaison en buisson : de sorte qu'une seule et même fibre à myéline tient sous sa dépendance un grand nombre d'arborisations terminales. La terminaison proprement dite consiste en une arborisation plus ou moins riche de filaments amyéliniques ramifiés, qui portent des élargissements foliacés disposés en tous sens et sur plusieurs plans. L'ensemble de la terminaison rappelle par suite une branche de petit-houx. Ces terminaisons sont absolument nues, et paraissent avoir comme substratum une masse de protoplasma semée de noyaux. Elles sont placées entre les fibres musculaires. Dans les muscles abdominaux, Dogiel (1901) les a rencontrées de préférence près des insertions tendineuses. Beaucoup de ces terminaisons sont même logées dans les intervalles des faisceaux tendineux, à distance du muscle; d'autres sont placées sur la ligne d'insertion des fibres musculaires.

Fig. 33. — Arborisation terminale interstitielle sensitive dans un muscle intercostal du Chien.

Cette arborisation est fournie par deux fibres à myéline. Coloration par le bleu de méthylène. D'après Dogiel (1903).

Ces terminaisons ne sont pas spéciales aux muscles.

Dogiel fait remarquer que de telles arborisations terminales sont sensiblement identiques à celles qu'il décrit dans la plèvre et dans le péritoine. D'autre part, elles paraissent ne pas différer beaucoup de certaines terminaisons en plaques décrites depuis longtemps dans les tendons, notamment par Ciaccio (1890) et sur lesquelles nous reviendrons ultérieurement. Nous verrons en outre, dans le paragraphe suivant, que les corpuscules paciniformes n'affectent, dans les muscles, aucun caractère particulier. De tout cela nous devons conclure que les terminaisons nerveuses interstitielles, qu'elles soient nues comme les arborisations en buissons de Dogiel, ou qu'elles soient encapsulées, ne sont absolument pas caractéristiques du tissu musculaire, et que ce tissu n'est qu'une de leurs nombreuses localisations.

§ VII. — Les corpuscules paciniformes des muscles.

Les corpuscules de Pacini sont assez abondants dans les muscles des Oiseaux et des Mammifères. On les rencontre le plus fréquemment dans le voisinage des insertions tendineuses, souvent aussi à la surface des muscles (soit au-dessus, soit au-dessous des aponévroses). Plus rarement enfin, ils prennent place dans l'épaisseur du tissu musculaire. La forme et la taille de ces corpuscules sont très variables. Ils sont en rapports étroits avec les corpuscules musculotendineux de Golgi, à propos desquels nous aurons à en parler de nouveau. On n'a jamais remarqué qu'ils entrent en relation de voisinage avec les fuseaux neuromusculaires autrement qu'accidentellement. Nous ne possédons aucune notion sur leur abondance relative dans les divers muscles. En somme, ils ne donnent lieu à aucune description particulière à propos des dispositifs sensitifs musculaires proprement dits. Aussi, renvoyons-nous leur étude plus détaillée au moment où nous traiterons des terminaisons nerveuses des tendons.

Historique.

Voici, du reste, l'énumération des renseignements que nous avons pu trouver relativement aux corpuscules de Pacini du tissu musculaire. Ils paraissent avoir été vus pour la première fois par Herbst (1849) et retrouvés par W. Krause (1861) dans le fléchisseur profond des doigts du Mouton (1). Rauber (1865) les a observés notamment dans des muscles de l'éminence thénar. Golgi (1878) les mentionne dans divers muscles. Rauber (1882) leur consacre un petit mémoire. Chez les Mammifères, ils sont particulièrement abondants dans les muscles des membres; chez les Oiseaux, on les observe facilement et en grand nombre à la surface des

(1) Ces deux auteurs sont cités par W. Krause (1876).

pectoraux. Kerschner (1888-*b*) les signale pour la première fois dans la profondeur du tissu musculaire ; Pilliet (1890) les étudie dans les muscles de l'Homme, et trouve qu'ils siègent notamment au voisinage des artères et des nerfs musculaires. Horsley (1897) les signale dans les gastrocnémiens du Chat. Ruffini (1897, 1898-*c*), les considère comme un des trois dispositifs sensitifs des muscles (fuseaux, organes de Golgi, corpuscules paciniformes) chez les Mammifères. Piccoli (1901) décrit leur mode de groupement : Chez l'Homme, ils forment des grappes simples ou composées, comprenant de 4 à 36 corpuscules, situées sur le décours d'un troncule nerveux. Chez l'Écureuil, il a vu jusqu'à 50 de ces corpuscules, très voisins les uns des autres. Timofèew (1902) les a rencontrés dans le diaphragme du Lapin et du Cobaye.

VIII. — Relations hypothétiques existant entre les terminaisons motrices et les terminaisons sensitives, dans les muscles. Fibrilles ultra-terminales de Ruffini.

Cercle nerveux de Ch. Bell.

L'existence de communications entre les terminaisons motrices et sensitives dans les muscles a été admise théoriquement par Ch. Bell (1826) longtemps avant qu'on eût découvert ces terminaisons. Le physiologiste anglais supposait que l'influx nerveux, parti du cerveau sous forme d'incitation motrice, y retourne sous forme de sensations musculaires après avoir décrit un véritable circuit (*nervous circle*). Un tel circuit existe, en effet, à condition d'admettre qu'il est fermé, dans les muscles, non point par une anastomose que personne n'a encore vue — chez les Vertébrés — entre les terminaisons motrices et sensitives, mais bien par les fibres musculaires elles-mêmes. Toute fibre musculaire, pourvue d'une terminaison motrice et d'une terminaison sensitive épimysiale (une fibre musculaire de fuseau, par exemple), ferme apparemment le circuit nerveux. Mais à part cela, rien ne nous autorise jusqu'à présent à admettre que le mouvement nerveux passe de la terminaison motrice à la terminaison sensible : au contraire, l'excitation de la terminaison sensible paraît être due à l'action, purement mécanique, de la fibre musculaire mise en mouvement.

Découvertes d'Apathy.

Il y a quelques années cependant, la question de la continuité directe des nerfs moteurs et des nerfs sensibles à leurs extrémités a été résolue par l'affirmative, du moins en ce qui concerne certains animaux inférieurs, grâce aux découvertes d'Apathy (1897). Chacun connaît la théorie générale de la constitution du système nerveux, fondée par Apathy à la suite de ses belles observations chez les Annélides. Un de ses points essentiels est la conception d'une continuité absolue des éléments conducteurs (neurofibrilles), dans toute leur

Continuité des neurofibrilles.

étendue. D'où il suit qu'il n'y aurait nulle part, ni dans les centres nerveux, ni à la périphérie, de terminaisons nerveuses véritablement libres. Dans les muscles (par exemple chez *Pontobdella*, Hirudinée) les neurofibrilles conductrices de l'influx nerveux moteur pénètrent dans les fibres musculaires lisses. Elles s'y ramifient, puis en sortent et se continuent, par des fibrilles d'une excessive finesse, avec un *réseau nerveux interstitiel*, lui-même en communication avec des neurofibrilles centripètes.

Et d'après Apathy, si les méthodes de coloration des cellules nerveuses et de leurs prolongements, telles que celles au chlorure d'or, au chromate d'argent (Golgi), au bleu de méthylène (Ehrlich), nous montrent des neurones indépendants, c'est parce qu'elles colorent non pas les neurofibrilles, mais seulement leur gaine protoplasmique.

Fibrilles ultraterminales de Ruffini.

L'examen des préparations d'Apathy rappela à Ruffini (1900) une particularité qu'il avait observée dans les muscles de l'éminence thénar de l'Homme traités par le chlorure d'or. Cette particularité consiste en ce que, d'une plaque motrice part fréquemment une fibrille extrêmement fine, variqueuse, qui abandonne la fibre musculaire, traverse parfois une deuxième plaque motrice plus petite, et finalement se dérobe aux yeux de l'observateur dans le tissu conjonctif, après un trajet plus ou moins long, sans qu'on puisse se rendre compte de son mode ultérieur de terminaison. Ruffini appela ces fibrilles *ultraterminales*, et conclut que les plaques motrices ne représentent pas la véritable terminaison des nerfs moteurs. Apathy (1900) émit l'hypothèse que ces fibrilles représenteraient la communication, encore inconnue chez les Vertébrés, entre les terminaisons motrices apparentes et le réseau nerveux élémentaire interstitiel.

En raison de l'importance primordiale du problème auquel elle se rattachait, la découverte de Ruffini suscita de nombreuses recherches, d'où sortirent des faits nouveaux. Ceux-ci sont, du moins jusqu'à présent, complètement négatifs, au sujet de l'hypothèse proposée par Apathy.

Faits anciens de Bremer.

L'étude de la riche littérature des terminaisons nerveuses musculaires montra (Perroncito, 1902) que les faits décrits par Ruffini avaient été vus antérieurement. C'est à Bremer (1882), dont les travaux renferment beaucoup de faits bien observés quoique souvent mal interprétés, qu'il faut faire remonter la première description des fibrilles ultraterminales (1). Cet auteur s'exprime ainsi (1882, p. 173-

(1) Arndt (cité par Bremer, 1882) aurait signalé en 1874 l'existence de fibrilles émanant de plaques motrices. Des fibrilles ultraterminales typiques, c'est-à-dire des filaments amyéliniques naissant d'une plaque motrice, ont été encore figurées par Kühne (1887) et par Landauer (1892, fig. 14).

176) : « Des terminaisons fournies par les fibres myéliniques minces et les fibres amyéliniques, se détache parfois une nouvelle fibre nerveuse épilemmale qui va former de petits appareils terminaux sur la même fibre musculaire ou sur une voisine, ou constitue simplement une anastomose avec la terminaison d'une autre fibre nerveuse de la même espèce. Lorsque plusieurs terminaisons se trouvent sur une fibre musculaire, et que de semblables connexions sont établies par plusieurs fibres nerveuses avec les appareils terminaux multiples d'une autre fibre musculaire, il peut en résulter une formation rétiforme entre fibres nerveuses et terminaisons... Fréquemment, de la ramification terminale d'un buisson ou d'une ombelle part une fibre amyélinique qui va former un petit appareil ombelliforme sur la même fibre musculaire ou sur une voisine (fig. 18). » Dans son mémoire de 1883, Bremer, devançant la découverte de Perroncito (1901), montre que la terminaison en plaque des fuseaux est souvent fournie par une fibrille amyélinique issue d'une plaque motrice.

Ce fait aurait dû l'empêcher de considérer comme sensitive la plaque du fuseau. Mais ayant vu que des fibres amyéliniques peuvent, simultanément avec des fibres myéliniques, participer à la formation d'une plaque motrice, il crut que la fibre qui se détache de la plaque motrice n'est que le prolongement d'une fibre amyélinique traversant la plaque.

Les fibrilles ultraterminales sont des collatérales motrices.

La véritable signification des fibrilles ultraterminales de Ruffini a été établie par Perroncito (1901). Cet auteur les observa dans les muscles des Lézards et put se rendre compte de leur origine et de leurs terminaisons. Le plus souvent, ces fibrilles partent du cylindre axe d'une fibre motrice, immédiatement avant la plaque (*fig. 9*, p. 29); d'autres fois, elles naissent de la plaque elle-même (cas de Ruffini) (*fig. 10*, p. 30, et *fig. 34*); enfin elles peuvent se détacher de la fibre motrice au niveau d'un étranglement annulaire plus ou moins éloigné de la plaque (*fig. 7*, p. 27). Elles se terminent presque toujours par une plaquette ou un bouton, sur une fibre musculaire de fuseau; plus rarement sur une fibre musculaire ordinaire (*fig. 34*). Malgré ces variations d'origine et de terminaisons, il paraît évident que toutes ces fibrilles sont équivalentes, et Perroncito les considère comme des *collatérales motrices*.

Dans un second travail, Perroncito (1902) donne de nouveaux exemples variés, confirmant l'interprétation donnée par lui aux fibrilles ultraterminales de Ruffini. Il considère comme une loi générale que, chez les Lacertiens, les plaques motrices des fuseaux sont fournies par des collatérales des fibres motrices communes.

Crevatin (1901) chez les Mammifères, Fusari (1901) chez l'Ammocète et Sommariva (1902) chez la Grenouille ont observé des faits qui concordent avec ceux de Perroncito, et tendent à faire considérer

comme très prématurée, sinon tout à fait inexacte, l'interprétation donnée par Apathy aux fibrilles ultraterminales de Ruffini.

Les observations de Rossi (1901, 1902), qui tendent à confirmer l'existence (chez le Lézard) d'un réseau interstitiel communiquant avec les plaques motrices par des fibrilles ultraterminales, paraissent à bon droit suspectes à Perroncito, parce que les dessins de l'auteur (1902) témoignent d'une technique insuffisante.

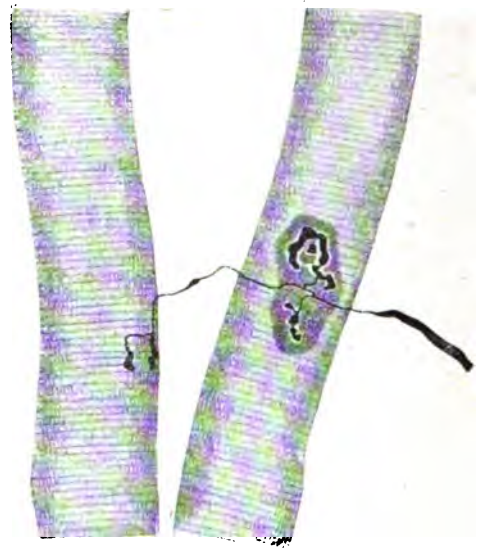


Fig. 34. — Fibrille ultraterminale (de Ruffini) dans un muscle du Lézard : coloration par le chlorure d'or (méthode de Lœwit- Ruffini).
D'après Perroncito (1901).

Réseau nerveux interstitiel de la langue.

Ceccherelli (1902, 1903) a vu qu'il existe, dans les muscles de la langue de la Grenouille, aussi bien entre les fibres musculaires que sous la muqueuse, un réseau formé de fibres amyéliniques excessivement fines portant quelques noyaux. Ce réseau, à larges mailles, est en communication anastomotique, par des fibrilles de même aspect : 1° avec des fibres à myéline donnant des terminaisons motrices, fibres d'où partent des collatérales amyéliniques ; 2° avec les terminaisons motrices elles-mêmes, d'où partent des fibrilles ultraterminales. Après s'être détachée de la terminaison motrice, la fibrille ultraterminale fournit souvent des plaquettes rudimentaires à la même fibre musculaire et à un nombre variable de fibres voisines. Finalement ces

fibrilles entrent dans la constitution du réseau amyélinique interstitiel.

Cette description reproduit dans ses grandes lignes — inconsciemment, nous en sommes convaincus — celle que Bremer (1882) donna, avec plus d'ampleur et de détails, à propos des terminaisons nerveuses dans la langue de la Grenouille et des Lézards ; et les figures de Ceccherelli (1903) rappellent l'excellente figure de Bremer que nous avons reproduite (*fig.* 25). Nous nous permettrons de faire remarquer que le muscle lingual se trouve dans des conditions d'innervation très particulières, qui rappellent celles du muscle strié œsophagien, du myocarde et des muscles lisses : il contient une grande quantité de cellules nerveuses ganglionnaires (Bremer, 1882), qui sont vraisemblablement des centres d'innervation motrice pour les fibres musculaires. Peut-être même, les divers prolongements centripètes et centrifuges de ces cellules unissent-ils des fibres musculaires plus ou moins éloignées, de manière à assurer par voie réflexe le rythme des mouvements partiels successifs dont la langue, comme l'œsophage, est le siège. Il serait donc imprudent de généraliser aux muscles striés en général des conclusions suggérées par l'observation des dispositifs, d'ailleurs très intéressants, que les muscles de ces organes renferment. Tout ceci revient à dire que, s'il faut comparer à un dispositif connu le rets nerveux interstitiel de la langue, c'est au plexus fondamental de l'œsophage et non au réseau nerveux interstitiel des Hirudinés.

BIBLIOGRAPHIE [1]

§ Ier

Bibliographie relative aux chapitres I et III.

Nerfs sensitifs des muscles, en général; — Terminaisons nerveuses diverses, épimysiales et interstitielles; — Connexions entre les terminaisons motrices et sensitives.

* 1850. Kœlliker (A.). *Mikroskopische Anatomie*, II.

Première indication anatomique que les muscles (ex. omohyoïdien de l'Homme) contiennent certaines fibres nerveuses vraisemblablement sensitives.

1851. Reichert (K.-E.). Ueber das Verhalten der Nervenfasern bei dem Verlauf, der Vertheilung und Endigung in einem Hautmuskel des Frosches (Rana temporaria). (*J. Müller's*) *Arch. Anat., Physiol. und wiss. Med.*, 1851, p. 29-73, pl. I.

Voir p. 63-67 : « Ueber einige Nervenfasern von einem anderen Verhalten als die beschriebenen », et p. 71 : « Schlussbemerkungen ».
Première description des fibres nerveuses sensibles dans le muscle peaucier thoracique de la Grenouille.

1862-*a*. Kœlliker (A.). Untersuchungen über die letzten Endigungen der Nerven. Ie Abth. Ueber die Endigungen der Nerven in den Muskeln des Frosches. *Zeitschr. wiss. Zool.*, vol. XII, p. 149-164, pl. XIII-XVI.

Le § 2 (*von der anderweitigen Nervenendigungen in den Muskeln des Frosches*) contient une étude détaillée de l'origine, du trajet et du mode de terminaison (interstitielle) de certaines fibres nerveuses du muscle peaucier thoracique de la Grenouille (technique : acides dilués). Se fondant sur des raisons purement morphologiques, l'A. considère, avec Reichert, ces fibres comme sensitives.

(1) Nous avons choisi l'ordre chronologique, de manière à faire de cette bibliographie non seulement un répertoire, mais encore un exposé historique de la question traitée dans cette revue. Dans le même but, nous avons fait suivre fréquemment l'indication bibliographique d'un court résumé de la publication citée.
Les publications précédées du signe (*) ne nous sont connues que par des analyses ou des bibliographies antérieures à la nôtre.

1862-*b*. Kœlliker (A.). On the termination of nerves in muscles, as observed in the Frog ; and on the disposition of the nerves in the Frog's heart. (Croonian lecture). *Proceed. roy. Soc. London*, vol. XII, p. 65-84, 5 fig.

Reproduction des faits et des idées émis dans le précédent mémoire.

* 1865, Rauber (A.). *Vater'sche Kœrperchen der Bænder und Periostnerven und ihre Beziehung zum sog. Muskelsinn*. Dissert., Neustadt a. d. Haardt.

* 1867. Rauber (A.). *Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung der Vater'schen Kœrperchen*, München.

* 1872. Odenius (M.-W.). Undersœkningar œfver de sensibla muskelnerverna. *Nord. medic. Arkiv*, vol. IV, n° 18, 1 pl.

Cité d'après une analyse du Hofmann u. Schawalbe's, *Jahresbericht*, vol. I, Liter. 1872, p. 154.

L'A. étudie les nerfs sensitifs dans le peaucier thoracique de la Grenouille, et le muscle abdominal interne de la Souris. Mêmes résultats généraux que Kœlliker (1862). Les fibres amyéliniques terminales s'anastomosent en plexus ou finissent par des extrémités libres à la surface des fibres musculaires.

1873. Arndt (R.). Untersuchungen über die Endigung der Nerven in der quergestreiften Muskelsubstanz. *Arch. mikr. Anat.*, vol. IX, p. 481-590.

L'A. dit incidemment qu'il a trouvé dans les muscles d'Invertébrés et de Vertébrés de fines fibrilles pâles, enveloppant les fibres musculaires et finissant de diverses façons : il les considère, d'ailleurs sans preuves comme sensitives.

1874. Sachs (C.). Physiologische und anatomische Untersuchungen über die sensiblen Nerven der Muskeln. (*Reichert u. Du Bois-Reymond's*) *Arch. Anat., Physiol. und wiss. Med.*, 1874, p. 175-195, 491-509, 645-678, pl. XII-XIV, XVII, XVIII.

Mémoire très remarquable et méritant, à plusieurs égards, d'être remis au jour. Il contient :

I. — Le sens musculaire. Historique et critique. Excellent exposé de l'état de la question à cette époque. L'A. se prononce en faveur de l'autonomie du sens musculaire, et ses recherches ont pour but de donner un fondement anatomique à cette conception.

II. — Expériences démontrant la sensibilité musculaire. Production de réflexes à point de départ incontestablement musculaire, chez la Grenouille.

III. — De la dégénération des nerfs après leur section. Généralités.

IV. — Emploi de la méthode de Waller, pour démontrer l'existence et déterminer le trajet des nerfs sensibles des muscles, chez la Grenouille. — Six à huit semaines après la section des racines antérieures, il ne persiste, dans le muscle couturier, que deux grosses fibres à myéline dont la dis-

tribution est tout autre que celle des fibres motrices : ce sont donc des fibres sensitives.

V. — Expériences microphysiologiques sur le muscle couturier.

VI. — Démonstration des nerfs musculaires sensibles par excitation directe (sous le microscope) de leurs fibres intramusculaires.

VII. — Trajet et mode de terminaison des fibres nerveuses sensibles dans les muscles striés. Technique : acide acétique à 1 p. 100, puis acide picrique. Pour le trajet des fibres myéliniques, concordance avec Kœlliker (1862). Les terminaisons se font soit dans le périmysium externe, soit dans les interstices des fibres musculaires, soit au contact même des fibres musculaires L'A. décrit un enroulement en spirale des fibrilles amyéliniques terminales autour des fibres musculaires, et donne de ce fait un dessin malheureusement peu démonstratif.

L'A. a vu des nerfs sensitifs chez les représentants des cinq classes des Vertébrés (description insuffisante).

VIII. — Considérations finales et résumé. L'A. étudie le mode d'excitation des terminaisons nerveuses sensibles.

[A Sachs revient l'honneur d'avoir donné, par d'excellentes recherches histophysiologiques, une démonstration péremptoire de l'existence des nerfs sensitifs des muscles. Ses conclusions relatives au sens musculaire restent justes, y compris même le mécanisme de l'excitation des terminaisons, bien qu'il ait méconnu les vrais organes réceptifs des sensations musculaires sensorielles, et que sa description des terminaisons des nerfs sensitifs musculaires soit probablement erronée.]

1876. Krause (W.). *Allgemeine und mikroskopische Anatomie*, vol. I (Hannover, 1876).

P. 502, 507, données sur les corpuscules de Pacini des muscles.

1879-*a*. Tschiriew (S.). Sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés, *Arch. de physiol.*, vol. XI, p. 89-116, pl. XI, XII.

Dans la première partie de ce mémoire, l'A. étudie les nerfs centripètes des muscles striés et leurs terminaisons. Historique sommaire des opinions relatives à la sensibilité musculaire et des faits acquis concernant les nerfs sensibles des muscles. Relativement à la distribution des fibres nerveuses, l'A. confirme les résultats de Kœlliker. Relativement aux terminaisons des fibres, il n'a pu constater (ni par la technique de Sachs, ni par la méthode de Ranvier au chlorure d'or et jus de citron) qu'elles s'effectuent, comme le dit Sachs, à la surface des fibres musculaires. Les nerfs sensibles des muscles se terminent dans les aponévroses qui les enveloppent.

Dans la deuxième partie du mémoire, l'A. étudie les terminaisons motrices. Découverte des terminaisons en grappes des Reptiles ; l'A. les considère comme des plaques motrices en voie de développement.

1879-*b*. Tschiriew (S.). Étude sur la physiologie des nerfs des muscles striés, *Arch. de physiol.*, vol. XI, p. 295-329.

La première partie de ce mémoire est consacrée à la physiologie des nerfs sensibles des muscles. Pas de données anatomiques nouvelles, mais considérations physiologiques importantes.

1882. Rauber (A). Ueber die Endigung sensibler Nerven in Muskel und Sehne, *Beitrag zur Biologie*, als *Festgabe für Bischoff* (Stuttgart), p. 43-51, 1 pl.

Corpuscules de Vater-Pacini à la surface des muscles (sur et sous l'aponévrose) chez les Oiseaux et les Mammifères.

1882. BREMER (L.). Ueber die Endigungen der markhaltigen und marklosen Nerven in quergestreiften Muskeln, *Arch. mikr. Anat.*, vol. XXI, p. 165-201, pl. VII, VIII.

Dans ce travail, contenant un grand nombre de faits nouveaux (participation des fibres amyéliniques aux terminaisons des nerfs sur les fibres musculaires, — collatérales amyéliniques des fibres myéliniques motrices et constitution en certains cas de réticulum nerveux interstitiel, — faits concernant les terminaisons ombelliformes [en grappes, de TSCHIRIEW], — présence de cellules nerveuses dans les muscles de la langue, etc., — le tout observé chez Batraciens et Reptiles), il n'y a que des allusions aux terminaisons sensitives dans les muscles (p. 167, 194). L'A. se demande, sans résoudre la question, si les terminaisons ombelliformes sont sensitives.

1883. BREMER (L.). Voir § 2.

L'A. considère comme sensitives les terminaisons en grappes des fuseaux des Reptiles.

1884. MAYS (K.). Histophysiologische Untersuchungen uber die Verbreitung der Nerven in den Muskeln, *Zeitschr. Biol.*, vol. XX (deuxième série, vol. II), p. 449-530, pl. II-VI.

Étude du mode de distribution des nerfs dans les muscles (mais non de leurs terminaisons), principalement chez la Grenouille, et accessoirement chez la Couleuvre à collier, la Tortue, et le muscle rétracteur du globe oculaire du Chat et du Lapin. Technique : action successive, sur des muscles minces : 1° d'un acide dilué (acétique, arsénieux) ; 2° d'un mélange du même acide, de chlorure d'or et d'acide osmique. — A retenir : distribution des fibres nerveuses sensitives, étudiée surtout dans le peaucier thoracique de la Grenouille, topographie des fuseaux, leurs rapports avec le système nerveux musculaire, description et trajet des fibres nerveuses qui leur sont destinées, etc., objections à la théorie de Kœlliker, sur la signification des fuseaux. Les relations qui existent entre les fibres nerveuses des fuseaux et les fibres nerveuses sensitives incitent l'A. à penser que les fuseaux sont peut-être en relation avec la sensibilité musculaire.

1888-*a*. KERSCHNER (L.). Voir § 2.

L'A. émet pour la première fois, en l'appuyant sur des arguments d'ordre morphologique, l'hypothèse d'après laquelle les fuseaux musculaires sont des organes terminaux sensibles.

[A partir de cette époque, la plupart des publications relatives aux fuseaux musculaires se rapportent aussi, par cela même, aux terminaisons nerveuses sensitives des muscles.]

1888-*b*. KERSCHNER (L.). Beitrag zur Kenntniss der sensiblen Endorgane, *Anat. Anzeiger*, vol. III (n° 10, 15 avril 1888), p. 288-296.

[Très remarquable travail, où pour la première fois une vue d'ensemble est donnée sur les dispositifs nerveux sensitifs des divers organes de l'appareil locomoteur.]

Corpuscules paciniformes (corpuscules de RAUBER, de l'A.), leur distribution, leurs variations de dimensions, forme et structure. — Corpuscules de ROLLETT (Amphibiens) et de GOLGI (Oiseaux et Mammifères) des tendons. — Corpuscules articulaires de NICOLADONI et de KRAUSE, etc. Fuseaux

neuromusculaires (voy. § 2). — Epaississements fusiformes des gaines des nerfs tendineux (GOLGI). — L'A. nie les terminaisons nerveuses libres interstitielles des muscles.

1889. BUCHALOFF (N.) [en russe]. L'appareil nerveux du sens musculaire chez la Grenouille, *Trav. de la Soc. des natur. de Kasan*, vol. XX. Anal. in HERMANN-SCHWALBE'S, *Jahresbericht*, vol. XVIII, anat. Abth., p. 118.

Voy. p. 90 de cette revue.

1889. KŒLLIKER (A). *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, 6e édit., Leipzig, Engelmann, vol. I, p. 387 (§ 113).

Exposé des données acquises sur les nerfs sensibles des muscles.

1890-*c*. PILLIET (A.). Voy. § 2.

Corpuscules paciniens des muscles.

1892. RETZIUS (G.). Zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen, *Biolog. Untersuch.*, N. F., vol. III, p. 41-51, 7 pl.

L'A. décrit des formes anormales de terminaisons nerveuses, qualifiées par lui de motrices, et qui sont, comme on le soutint plus tard, peut-être sensitives (terminaisons dans les myomères de la Myxine, dans les muscles oculaires du Lapin). Mais il n'est pas question de nerfs sensitifs dans ce mémoire.

1892. SHERRINGTON (C.-S.). Notes on the arrangement of some motor fibers in the lombo-sacral plexus, *Journ. of physiol.*, vol. XIII, *Brit. med. Journ.*, 12 march 1892.

A propos du phénomène du genou, l'A. montre que les fibres nerveuses sensibles nécessaires à ce réflexe sont contenues dans le nerf du muscle vaste interne.

1892. LANDAUER (A.). Ueber sensible und vasomotorische Nerven der Muskeln, *Math.-naturwiss. Ber. aus Ungarn*, vol. X, p. 136-158, pl. VI (paru en 1893).

Bon historique. Confirmation des fibres non motrices décrites dans les muscles par REICHERT, KŒLLIKER, etc., mais l'A. les considère comme vasomotrices. L'A. nie les terminaisons spirales de Sachs. L'A. s'est servi du chlorure d'or et du bleu de méthylène, chez des grenouilles ayant subi la section des racines spinales motrices, pour faire dégénérer les fibres motrices des nerfs musculaires; il constata l'existence de nerfs sensibles à terminaison épimysiale (voy. ci-dessus p. 90). Les terminaisons en grappes sont motrices et non sensibles. Observation d'une fibrille ultraterminale.

1892-*a*. THANHOFFER (L. von). Voy. § 2.

1892-*b*. THANHOFFER (L. von). Voy, § 2.

L'A. adopte les idées de LANDAUER sur les nerfs sensibles des muscles. Il est vaguement question de terminaisons sensibles dans les fuseaux.

1893. KERSCHNER (L.). Voy. § 2.

Quelques données sur les terminaisons nerveuses sensitives périmysiales.

1893-*a*. SHERRINGTON (C.-S.). Note on the knee-jerk and the correlation of action of antagonistic muscles, *Proc. roy. Soc. London*, vol. LII, p. 556-564.

1893-*b*. SHERRINGTON (C.-S.). Experimental notes on the knee-jerk. *Brit. med. Assoc.*, Newcastle, Aug. 1893. — *Brit. med. Journ.*, 1893, p. 685.

Recherches expérimentales sur le rôle des nerfs sensitifs musculaires dans le phénomène du genou. Préliminaires du mémoire important de 1894.

1894-*a*. SHERRINGTON (C.-S.). The anatomical constitution of the nerves of muscles (*Proceed. physiol. Society*). *Journal of physiol.*, vol. XVII, p. XIX-XX.

Note préliminaire.

1894-*b*. SHERRINGTON (C.-S.). On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles, with remarks on recurrent fibers in the ventral spinal nerve-root, *Journ. of Physiol.*, vol. XVII, p. 211-258, 3 pl.

Ce mémoire fondamental est principalement consacré à la démonstration de l'existence de nerfs sensitifs dans les muscles, ainsi qu'à l'étude de ces nerfs et des fuseaux musculaires, chez les Mammifères. En voici le sommaire : I. Introduction. — II. Méthodes de démonstration des nerfs sensitifs musculaires (la démonstration cruciale résulte de la section des racines médullaires motrices, suivie de la dégénérescence d'une partie seulement des fibres des nerfs musculaires). — III. Étude histologique des fibres nerveuses sensitives des muscles (nombre, dimensions, proportion des fibres grosses et fines, arrangement dans les troncs nerveux, distribution dans le tissu musculaire, fuseaux neuromusculaires (voy. § 2). — IV. Fibres amyéliniques des nerfs musculaires (fibres sympathiques). — V. Nerfs musculaires d'un fœtus dépourvu de moelle épinière. — VI, VII [sans intérêt direct]. — VIII. Résumé et conclusions.

1896. ROUGET (CH.). Terminaisons des nerfs sensitifs musculaires sur les faisceaux striés, *C. R. Acad. sc. Paris*, vol. CXXIII, p. 127, 128.

Grenouille. Bleu de méthylène. Il n'est pas question des fuseaux. La description de l'A. semble se rapporter aux fibres nerveuses vues antérieurement par Reichert, Kœlliker, Sachs, Tschiriew, etc.

1897. RUFFINI (A.). Voy. § 2.

Renseignements sur les corpuscules de Pacini des muscles.

1897. SHERRINGTON (C.-S.). Further note on the sensory nerves of the muscles, *Proceed. roy. Soc. London*, vol. LXI, p. 247-249.

Quoique les muscles moteurs du globe oculaire ne renferment pas de fuseaux, ils possèdent néanmoins des fibres nerveuses sensibles, ainsi que le démontre l'auteur; ces fibres nerveuses seraient contenues dans les nerfs musculaires et non dans la branche ophtalmique du trijumeau. Ces nerfs musculaires sensibles se terminent probablement dans la région de transition musculotendineuse, où on constate des formes particulières de terminaisons nerveuses.

1897. Horsley (V.). Voy. § 2.

Corpuscules de Pacini des muscles.

1898. Sherrington (C.-S.). Further note on the sensory nerves of the eye-muscles, *Proceed. roy. Soc. London*, vol. LXIV, p. 120, 121.

Expériences confirmant (nerfs des IIIe et IVe paires) ou établissant (nerf de la VIe paire) l'existence de fibres nerveuses sensitives, provenant des muscles et tendons, et contenues dans les nerfs moteurs (et non pas dans la branche ophtalmique de la Ve paire).

1898-*a*. Poloumordwinoff (D.). Recherches sur les terminaisons nerveuses sensitives dans les muscles striés volontaires, *Trav. des Labor. d'Arcachon*, 1898, p. 73-79, 3 fig.

Méthode : bleu de méthylène. — Chez les Sélaciens, terminaisons en pinceaux, considérées comme sensitives, sur les fibres musculaires.

*1898 (-1899). Poloumordwinoff (D.-W.) [en russe]. Contribution à la morphologie des appareils nerveux dans les muscles volontaires (*Soc. de neuropathol. et psych. à l'Univ. de Kasan*, 13 déc. 1898); *Wratch*, n° 5, p. 148 (1899); *Nevrologitchesski Westnik*, vol. VII (1899), anal. in *Schwalbe's Jahresbericht*, 1899, 1er Th., p. 212.

1899 *b*. Poloumordwinoff (D.). Recherches sur les terminaisons nerveuses sensitives dans les muscles striés volontaires, *C. R. Acad. sc. Paris*, vol. CXXVIII, p. 845, 846.

Résumé de la communication de 1898.

1898-*b*. Giacomini (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei miocommi e nella estremità delle fibre muscolari dei miomeri negli Amfibii urodeli (*Accad. fisiocrit. Siena*, 30 mars), *Monit. zool. ital.*, vol. IX, p. 92-95.

Muscles du tronc de *Triton* et *Salamandra*; chlorure d'or. Pas de fuseaux; terminaisons nerveuses dans le tissu fibreux des myocommes, terminaisons « en paniers » coiffant l'extrémité des fibres musculaires des myomères. L'A. considère ces terminaisons comme sensitives.

1898-*c*. Giacomini (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei tendini e nella estremità delle fibre muscolari degli arti

degli Amfibii urodeli (*Accad. fisiocrit. Siena*, 27 avril), *Monit. zool. ital.*, vol. IX, p. 105-110.

Muscles des membres de *Triton* et *Salamandra* ; chlorure d'or. Pas de fuseaux. Terminaisons nerveuses dans les tendons. Terminaisons « en paniers » et « en réticelles » sur les fibres musculaires ; l'A. les considère comme sensitives.

1898-*d*. Giacomini (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei miocommi e sulla estremità delle fibre muscolari dei miomeri nei Teleostei, *Atti Accad. fisiocrit. Siena*, sér. 4, vol. X (29 juin).

Terminaisons en paniers. Pas de fuseaux.

1898-*e*. Giacomini (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei miocommi e nella estremità delle fibre muscolari dei miomeri nelle larve degli Amfibii, *Atti Accad. fisiocrit. Siena*, sér. 4, vol. X (4 juillet).

Les terminaisons en paniers existent chez tous les Amphibiens à l'état larvaire. Elles persistent à l'état adulte seulement chez les Urodèles.

1898-*f*. Giacomini (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei miocommi e sulle estremità delle fibre muscolari dei miomeri nei Selaci, *Atti Accad. fisiocrit. Siena*, sér. 4, vol. X (14 nov.).

Pas de fuseaux. Terminaisons en paniers. Généralités sur les terminaisons nerveuses sensitives musculaires et tendineuses, dans la série des Vertébrés.

1898-*c*. Ruffini (A.). Sopra due modi d'innervazione degli organi di Golgi, etc. Considerazioni fisiologiche sul senso specifico muscolare, *Ric. labor. anat. norm. dell' Univ. Roma*, etc., vol. VI, fasc. 4, p. 231-253, pl. X.

Le dernier paragraphe de ce mémoire contient des réflexions sur le rôle des divers organes sensibles terminaux des muscles.

1899 Huber (G.-C.). Note on sensory nerve-endings in the extrinsic eye-muscles of the Rabbit. « Atypical motor-endings » of Retzius. *Anat. Anzeiger*, vol. XV, p. 335-342, 3 fig.

L'A. décrit à nouveau et considère comme sensitives les formes spéciales de terminaisons nerveuses décrites par Retzius dans les muscles de l'œil.

1900. Crevatin (Fr.). Su di alcune particolari forme di terminazioni nervose nei musculi che muovono l'occhio (*Rendic. Accad. Sc. Istit. Bologna*, 16 décembre), *Bollett. Sc. med.*, ann. 72, sér. 8, vol. I, p. 103, 104, 1 pl.

L'A. considère, avec HUBER, comme sensitives, les terminaisons particulières décrites par Retzius dans les muscles de l'œil.

1900. RUFFINI (A.). Sulle fibre nervose ultraterminale nelle piastre motrice dell'Uomo, et APATHY (S.). Considerazioni sulle osservazioni del Dott. Ruffini, *Riv. di patol. nerv. e ment.*, vol. V, p. 433-444.

Fibrilles nerveuses amyéliniques se détachant des plaques motrices (Homme), et se terminant d'une manière encore inconnue hors de la fibre musculaire (fibrilles ultraterminales de RUFFINI). APATHY émet l'hypothèse qu'elles représenteraient la continuation des neurofibrilles, de la plaque motrice jusque dans un réseau interstitiel, encore hypothétique.

1901. PICCONI (G.). Sul rapporto dei corpuscoli di Pacini modificati cogli organi muscolo-tendinei di Golgi e su di uno speciale modo di aggrupamento dei medesimi nel perimisio dell' Uomo e dello Scoiattolo (*Atti Accad. fisiocrit. Siena*, ser. 4, vol. XIII, p. 229-230), *Monot. zool. ital.*, XII, n° 11, p. 325-327.

Dans la deuxième partie de cette note, l'A. étudie la disposition et le mode de groupement des corpuscules pacniformes dans le périmysium de l'Homme (fœtus humain de huit mois et demi) et de l'Écureuil. Méthode de Löwit-Fischer, à l'or.

1901. DOGIEL (A.-S). Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln, und dem Centrum tendineum des Diaphragma beim Menschen und bei Säugethieren. *Arch. mikr. Anat.*, vol. LIX, p. 1-31, pl. I-II.

Important mémoire, surtout pour les fuseaux (voy. § 2). Appareils nerveux terminaux interstitiels dans le diaphragme.

1901. CREVATIN (F.). Sulle fibre nervose ultraterminali (*Rendic. Accad. delle Sc. Istit. di Bologna*), *Bollett. Sc. med.*, ann. 71, sér. 8, vol. I, p. 270, 271.

L'A. considère les fibrilles ultraterminales de Ruffini comme des collatérales motrices.

1901. FUSARI (R.). Présentation de préparations microscopiques démontrant les terminaisons nerveuses dans les muscles striés, dans l'épiderme et dans l'épithélium de la cavité buccale de l'Ammocœtes branchialis, *C. R. Assoc. anatomistes*, troisième session, Lyon, p. 238, 239.

« Fibrilles ultraterminales » dans les muscles de l'Ammocète ; ce sont des collatérales motrices.

1901. PERRONCITO (A.). Sulla terminazione dei nervi nelle fibre muscolari striate, *Bollett. Soc. med.-chir. Pavia*, 1 feb. 1901, 14 p., 5 fig. Résumé dans : *Rendic. Istit. lomb. di*

Sc. e Lett., sér. 2, vol. XXXIV, p. 164-170, et aussi dans : *C. R. Assoc. anatomistes*, troisième session, Lyon, p. 90-92. Traduction *in ext.* dans : *Arch. ital. Biol.*, vol. XXXVI, p. 245-254.

L'A. démontre, par l'étude des terminaisons nerveuses dans les muscles des lézards (méthode à l'or, Lœwit-Fischer-Ruffini) que les « fibrilles ultraterminales » sont des collatérales des fibres motrices ordinaires ayant un point d'origine variable (plaque, fibre), et se terminant généralement sur les fuseaux neuromusculaires.

1901. Ruffini (A.). Le fibrille ultraterminali nelle terminazioni nervose di senso e la teoria del neurone, *Riv. patol. nerv. e ment.*, vol. VI, p. 70-82.

*1901. Sommariva. Contributo allo studio delle terminazioni nervose nei muscoli striati, *Monit. zool. ital.*, vol. XII, n°12.

Fibrilles ultraterminales partant des buissons de Kühne, chez la Grenouille, et se terminant sur des fibres musculaires communes.

1901. Rossi (E.). Filamenti nervosi (fibrille ultraterminali) nelle piastre motrici della Lacerta agilis (*XI° Congr. Soc. freniatr. ital.*, Ancona, 1901), *Riv. sperim. di freniatr.*, vol. XXIX, p. 77, 78 (1903).

Note préliminaire du travail suivant.

1902. Rossi (E.). Sur les filaments nerveux (fibrilles nerveuses ultraterminales) dans les plaques motrices de Lacerta agilis, *Le Névraxe*, vol. III, p. 341-346, 1 pl.

1902. Crevatin (F.). Su di alcune forme di terminazioni nervose nei muscoli dell' occhio del Dromedario, *Rendic. Accad. sc. Istit. Bologna*, N. S., vol. VI, p. 57-61, 1 pl.

Terminaisons en grappes. — Fibrilles ultraterminales. — Terminaisons en capuchons à l'extrémité de fibres musculaires.

*1902. Perroncito (A.). Studi ulteriori sulle terminazioni dei nervi nei muscoli a fibre striate, *Bollett. Soc. med.-chir. Pavia*, 4 Luglio 1902, 33 p., 2 pl. — Résumé dans : *Rendic. Istit. Lomb. Sc. e Lett.*, sér. 2, vol. XXXV, p. 677-685. — Traduction *in ext.* dans : *Arch. ital. Biol.*, vol. XXXVIII, p. 393-412, 2 pl.

Important travail. — Nouvelles observations de « fibrilles ultraterminales » ; revue historique et critique sur ces fibrilles. — Terminaisons à l'extrémité des fibres musculaires (paniers de Giacomini) ; chez le Lézard, l'A. considère ces terminaisons comme motrices. — Terminaisons en grappes ; l'A. les considère comme motrices.

1902-*a*. Cavalié (M.). Sur les terminaisons nerveuses motrices et sensitives dans les muscles striés chez la Torpille (Torpedo marmorata), *C. R. Soc. Biol.* (Réunion biol. Bordeaux), vol. LIV, p. 1279, 1280.

Simple confirmation d'un résultat antérieur de Poloumordwinoff (1898).

1902. Timofejew (D. A.). Ueber die Nervenendigungen im Bauchfelle und in dem Diaphragma der Säugethiere, *Arch. mikr. Anat.*, vol. LIX, p. 629-646, 1 pl.

Terminaisons nerveuses sensitives interstitielles, libres et encapsulées, dans le diaphragme.

1902-1903. Ceccherelli (G.). Sulle piastre motrice e sulle fibrille ultraterminali nei muscoli della lingua di Rana esculenta, *Monit. zool. ital.*, XIII, n° 9, p. 246, 247, résumé préliminaire ; *in ext.* dans *Arch. ital. Anat. Embriol.*, vol. II, p. 80-86.

Réseau nerveux amyélinique interstitiel, dans les muscles de la langue de la Grenouille. Ce réseau est en communication avec les terminaisons motrices par des « fibrilles ultraterminales ».

1903. Perroncito (A.). Sulle terminazioni nervose nei muscoli a fibre striate (*Congr. Soc. ital. patol.*, Firenze, oct. 1903), *Gazz. med. ital.*, LIV, n° 52.

Critique du travail précédent de Ceccherelli, à propos des fibrilles ultraterminales et du réseau interstitiel. — Accessoirement, il est aussi question des fuseaux, organes sensitivo-moteurs, et des fibrilles amyéliniques fines décrites par l'A. en 1902.

1903. Dogiel (A.-S.). Nervenendigungen in der Pleura des Menschen und der Säugethiere, *Arch. mikr. Anat.*, vol. LXII, p. 244-250, 1 pl.

Terminaisons nerveuses sensitives dans les muscles intercostaux : fuseaux, terminaisons arboriformes interstitielles.

1904. Ceccherelli (G). Sulle « terminazioni nervose a paniere » del Giacomini, nei muscoli dorsali degli Amphibi anuri adulti, *Anat. Anzeiger*, vol. XXIV, p. 428-435, 6 fig.

§ 2

Bibliographie relative au chapitre II.

Fuseaux neuromusculaires.

1861. WEISMANN (A.). Ueber das Wachsen der quergestreiften Muskeln, nach Beobachtungen am Frosch, *Zeitschr. ration. Med.*, sér. 3, vol. X, p. 263-284, pl. VI, VII.

Découverte, dans les muscles de la Grenouille adulte traités par la potasse à 35 p. 100, de fibres musculaires grêles, presque toujours groupées en faisceaux et ayant la même longueur que le muscle. Fréquemment ces fibres sont reliées entre elles vers le milieu de leur longueur, et enveloppées en ce point par une substance granuleuse. [Il s'agit des fibres musculaires des fuseaux; la substance granuleuse est le reste de la gaine et des terminaisons nerveuses.] Rapprochant ces faisceaux de fibres grêles de certaines fibres musculaires pourvues de séries de noyaux, et de fissurations marginales visibles sur ces dernières fibres [fissurations qui sont artificielles et dues à l'action de la potasse], WEISMANN établit une filiation entre tous ces faits, et admet que les faisceaux de fibres grêles résultent de la multiplication, par fissuration longitudinale, des grosses fibres musculaires portant des séries de noyaux.

1862-*a*. KŒLLIKER (A.). Voir § 1.

Le paragraphe 3 (*von den Nervenknospen im Hautmuskel des Frosches*) se rapporte aux « bourgeons nerveux » [fuseaux neuromusculaires], dont l'A. a malheureusement méconnu les relations avec les fibres nerveuses sensitives. Découverte de la grosse fibre nerveuse, pourvue d'une large gaine de Henle, qui aborde chaque « bourgeon ». L'A. adopte l'opinion de WEISMANN et la complète en admettant que la grosse fibre nerveuse bourgeonne entre les fibres musculaires néoformées, pour leur fournir des terminaisons nerveuses motrices.

1862-*b*. KŒLLIKER (A.). Voir § 1.

1862. BEALE (L.-S.). Further observations on the distribution of nerves to the elementary fibres of striped muscles, *Philosoph. transact. roy. Soc. London*, CLII, p. 889-910.

L'A. admet, avec Kœlliker, que les fuseaux sont des centres de multiplication des fibres musculaires ; il pense que les fibres nouvelles résultent non point de la fissuration de fibres musculaires préexistantes, mais de la croissance de « sarcoplastes ». Il a vu les nerfs se terminer dans le renflement des *nerve-tufts* (fuseaux), par des extrémités amyéliniques, chez la Grenouille.

1863-*a*. KÜHNE (W.). Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln, (*Virchow's*) *Arch. pathol. Anat.*, vol. XXVII, p. 508-533, pl. XI.

« Muskelspindeln » dans les muscles du Rat. Renflement fusiforme de la fibre musculaire grêle [il s'agit de fuseaux simples]; disparition partielle ou totale de la striation et abondance des noyaux dans le renfle-

ment; épaisseur inaccoutumée de la fibre nerveuse. L'A. croit à un état de croissance incomplet d'une fibre musculaire (p. 520, 521). [Première description et représentation exactes, quoique données accessoirement, des fuseaux.]

1863-*b*. Kühne (W.). Die Muskelspindeln. Ein Beitrag zur Lehre von der Entwickelung der Muskeln und Nervenfasern, (*Virchow's*) *Arch. pathol. Anat.*, vol. XXVIII, p. 528-537, pl. XV.

Fuseaux de la Souris. L'A. trouve environ 1 fuseau p. 100 fibres musculaires. Développement de la description donnée dans le mémoire précédent. Première description de la gaine du fuseau, qui continue celle du nerf.

Fuseaux de la Grenouille. L'A. les a trouvés en toutes saisons (contrairement à Kœlliker). Gaine, entourant le faisceau de fibres musculaires.

L'A. admet que les fuseaux musculaires sont en relation avec le développement des fibres musculaires et des nerfs.

1864. Kühne (W.). Ueber die Endigung der Nerven in den Nervenhügeln der Muskeln, (*Virchow's*) *Arch. path. Anat.*, vol. XXX, p. 187-220, pl. IX.

P. 205. Description faite accessoirement des fuseaux musculaires de la Couleuvre à collier. Chaque muscle peaucier abdominal contient un fuseau. L'A. fait des réserves sur l'opinion antérieurement acceptée par lui au sujet de la signification des fuseaux.

[Les descriptions et dessins de Kühne, 1863-1864, faits pour la plupart d'après des préparations de muscles frais dissociés dans le sérum, sont remarquables et en grande partie exacts.]

1865. Beale (L.-S.). On the ultimate nerve-fibers distributed to muscle and some other tissues, with observations upon the structure and probable mode of action of a nervous mechanism. (Croonian lecture), *Proceed. roy. Soc. London*, vol. XIV, p. 229-268.

Même opinion qu'en 1862 au sujet des « nerve-tufts ». — Fait important : ces formations (qui ne sont autres que les fuseaux neuromusculaires) sont abordées chez la Grenouille par deux nerfs distincts : l'un, comprenant de grosses fibres myéliniques, pénètre dans le renflement, et se termine par des filaments amyéliniques courant le long des fibres musculaires ; — l'autre, formé de fibres myéliniques minces, aborde en dehors du renflement (parfois de part et d'autre) et se détache parfois d'un nerf moteur ordinaire. [Cette description, fort exacte, est restée ignorée.]

1867. Kœlliker (A.). *Handbuch der Gewebelehre des Menschen* (5e édit., trad. franç. par M. Sée, 1868, Paris, Masson, éditeur).

Aucune donnée nouvelle sur les nerfs sensitifs des muscles, ni sur les fuseaux. L'A. donne à ceux-ci le nom de *Muskelknospen*.

*1877. Eisenlohr. Mittheilungen über anatomische Befunde bei spinaler Kinderlæhmung, *Tageblatt d. 59e Versamml. deutscher Naturforscher u. Aerzte zu Hamburg*.

L'A. a rencontré dans les muscles d'individus atteints de paralysie spinale infantile des faisceaux de fibres musculaires isolés par une gaine conjonctive, qui correspondent comme on le sut plus tard aux fuseaux neuromusculaires vus [pour la première fois] en coupe transversale [cité par FRÆNKEL, 1878].

1878. FRÆNKEL (E.). Ueber Veränderungen quergestreifter Muskeln. bei Phtisikern, (*Virchow's*) *Arch. path. Anat.*, vol. LXXIII, p. 380-398, pl. VIII.

Sous le nom d'« umschnürte Bündel », l'A. décrit des coupes transversales de fuseaux neuromusculaires. Ces formations existant non seulement chez les phtisiques, mais encore chez les sujets sains (en abondance beaucoup moindre), ce que l'A. considère comme pathologique, c'est seulement leur fréquence et leur grand développement; il les considère comme des faisceaux musculaires enserrés par le tissu fibreux, et en voie d'atrophie.

*1878. KRASKE (P.). *Experimentelle Studien über die Regeneration der quergestreiften Muskeln*, Habilitationsschrift, Halle, 30 p., 2 pl.

L'A. considère ce que l'on sut plus tard être les fuseaux neuromusculaires comme des faisceaux musculaires en voie d'atrophie physiologique.

1878. RANVIER (L.). *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, t. II, Paris, Masson (voir p. 313-318, pl. VII, fig. 7).

L'A. s'occupe des fuseaux des Reptiles (Couleuvre, Lézard) et donne une description exacte de la fibre musculaire, de la gaine lamelleuse et des fibres nerveuses myéliniques. Il pense que les fuseaux de Kühne ne sont pas des fibres musculaires en voie de développement, ni d'atrophie, mais des formations d'une nature particulière.

1878. RENAUT (J.). Article « Système nerveux » du *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, publié sous la direction de A. DECHAMBRE, voir p. 434-436.

Fuseaux unifasciculaires de la Grenouille, dépassant la ligne d'insertion musculo-tendineuse. Terminaisons nerveuses des fuseaux du Lézard. Théorie du « Signal ».

*1880. ROTH (W.) [en russe]. Sur les troncules neuromusculaires, *C. R. de la Soc. physico méd. de Moscou*, avril 1880.

L'A. décrit des coupes transversales de fuseaux neuromusculaires. Il les a trouvés dans des muscles atrophiés et des muscles sains, chez l'Homme, et chez divers Mammifères. Il les considère comme des formations physiologiques ayant un certain rapport avec les nerfs. Travail important, mais passé inaperçu. [Cité d'après ROTH, 1887.]

* 1880-*a*. GOLGI (C.). Contribuzioni all' istologia dei muscoli volontari, *Annali univers. di Medic.*, vol. CCLI, et *Rendic. d. R. Istit. Lomb.*, vol. XIII, fasc. 1, p. 25-31.

* 1880-*b*. GOLGI (C.). Annotazioni intorno all' istologia normale e patologica dei muscoli volontari, *Arch. p. le sc. med.*, vol. V, n° 11, 2 pl.

Ces mémoires ont été réimprimés en 1903, dans :

GOLGI (C.). *Opera omnia*, vol. I (Milano, Ulr. Hœpli, éd.), Contribuzione all' istologia normale e patologica dei muscoli volontari, p. 199-234, pl. VIII, IX.

Sous le nom de « fascetti di fibre inperfettamente sviluppate e circondati da particolare guaina », l'A. décrit fort exactement les fuseaux neuromusculaires, tant d'après des coupes transversales que d'après des dissociations : fibres musculaires avec leurs caractères spéciaux, gaine lamelleuse comparable à celle des corpuscules de Pacini, espace périfasciculaire contenant des leucocytes, vaisseaux sanguins et nerfs myéliniques. L'A. dit que ces formations sont normales ; il pense que l'espace périfasciculaire est en rapport avec les vaisseaux lymphatiques ; il s'abstient d'hypothèses physiologiques.
[Travail important, remarquable et resté longtemps méconnu.]

1881. MILLBACHER (H. VON). Beitrag zur Pathologie des quergestreiften Muskels, **Inaug. Dissert.*, Leipzig, et *Deut. Arch. klin. Med.*, vol. XXX, p. 304-331, pl. IV (1882).

Étudiant les altérations des muscles consécutives à diverses maladies aiguës ou chroniques, l'A. est amené à considérer les « umschnürte Bündel » de FRÆNKEL [correspondant à des fuseaux neuromusculaires vus en coupe transversale] comme des étapes de la sclérose périfasciculaire. [Les trois modalités que l'A. décrit, et qu'il considère comme des phases successives d'un processus pathologique, correspondent en réalité à des coupes transversales passant en diverses régions de fuseaux normaux ou plus ou moins altérés.]

1883. BREMER (L.). Ueber die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Struktur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfasern, *Arch. mikr. Anat.*, vol. XXII, p. 318-356, pl. XII, XIII.

L'A. étudie les fuseaux musculaires chez les Bratraciens, les Reptiles et les Mammifères. Il les considère comme un stade de développement des fibres musculaires : des fibres musculaires adultes se détachent, par fissuration marginale, des fibres musculaires grêles, d'abord dépourvues de terminaisons nerveuses. Le fuseau musculaire n'est qu'une étape de cette évolution correspondant au développement des terminaisons nerveuses dans les jeunes fibres.

L'A. a décrit et représenté assez exactement, tels qu'on les voit après l'action de l'acide formique et du chlorure d'or [c'est à-dire fréquemment altérés], les fuseaux du Lézard. Mais il arrange chronologiquement, d'une manière tout artificielle, des aspects, différents il est vrai, mais non successifs.

Il y a cependant dans ce mémoire des faits importants, en partie exacts. Ainsi l'A. a vu que tout fuseau reçoit deux terminaisons nerveuses ; l'une, siégeant sur la partie renflée du fuseau, et fournie par une grosse fibre myélinique ; l'autre, siégeant plus près d'une extrémité, ressemblant aux terminaisons ombelliformes, et fournie par une fibre myélinique grêle ou amyélinique. L'A. considère la première comme motrice, et la deuxième comme sensitive. [C'est l'inverse qui est vrai.]

L'A. a aussi décrit et figuré des fibrilles se détachant de plaques motrices, et fournissant des terminaisons ombelliformes à des fuseaux voisins [fibrilles ultraterminales de RUFFINI (1900) ou collatérales motrices de PERRONCITO (1901)].

1884. BABINSKI (J.). Sur un cas de myélite chronique diffuse, etc., *Revue de méd.*, vol. IV, p. 239-252.

Constatation, dans certains muscles, de figures [correspondant aux fuseaux] interprétées par l'A. comme des faisceaux de fibres musculaires, avec leurs nerfs et vaisseaux, entourés par un anneau de sclérose.

1884. MAYS (K.). Voir § 1.

*1885. TRINCHESE (S.). Morfologia delle terminazioni nervose motrici periferiche dei vertebrati, *Atti d. R. Accad. d. Lincei.*

1886. TRINCHESE (S.). Come le fibre muscolari in via di sviluppo si uniscano alle fibre nervose, *Atti d. R. Accad. dei Lincei.*

Comment les fibres musculaires en voie de développement s'unissent aux fibres nerveuses, *Arch. ital. Biol.*, vol. VII, p. 376-378.

Fuseaux des Reptiles (Platydactylus mauritanicus); chlorure d'or. L'A. considère les fuseaux comme des fibres musculaires en voie de développement; il en donne une description obscure et fantaisiste.

1886. BABINSKI (J.). Sur la présence, dans les muscles striés de l'Homme, d'un système spécial constitué par des groupes de petites fibres musculaires entourées d'une gaine lamelleuse, *C. R. Soc. Biol.*, p. 629-631.

Pas de faits nouveaux. L'A. modifie l'opinion antérieurement exprimée par lui (1884) sur la signification des fuseaux, et les considère comme resultant de l'atrophie physiologique de faisceaux musculaires.

1887. WESTPHAL (C.). Zwei Schwestern mit pseudo-Hypertrophie der Muskeln, *Charité Annalen*, vol. XII, p. 447-458.

L'A. décrit, sans en connaître la signification, des fuseaux neuromusculaires dans un cas de myopathie pseudohypertrophique. Le reste du tissu musculaire était remplacé par du tissu adipeux (p. 458).

1887. ROTH (W.). Ueber neuromuskulære Stæmmchen in den willkürlichen Muskeln, *Centralbl. med. Wissensch.*, vol. XXV, p 129-131.

L'A. reproduit sa communication de 1880, qui avait passé complètement inaperçue.

1887. CATTANEO (A.). Sugli organi nervosi terminali muscolo-tendinei in condizioni normali e sul loro modo di comportarsi in seguito al taglio delle radici nervose dei nervi spinali, *Mem. Accad. Sc. Torino*, série 2, vol. XXXVIII.

(1888). Organes nerveux musculo-tendineux, leurs conditions normales et leur manière de se comporter après la section des racines nerveuses et des nerfs spinaux, *Arch. ital. Biol.*, vol. X, p. 337-357, 2 pl.

Mémoire consacré principalement aux organes musculotendineux de Golgi. Accessoirement l'A. (p. 346) donne quelques détails sur les fuseaux musculaires, et fait ressortir leurs rapports avec les organes musculotendineux.

1888. EICHHORST (H.). Neuritis fascians (ein Beitrag zur Lehre von der Alkoholneuritis), (*Virchow's*) *Arch. path. Anat.*, vol. CXII, p. 237-259.

L'A. décrit sous le nom de neuritis fascians une forme de névrite, caractérisée par la sclérose fasciculante des petits nerfs musculaires et des faisceaux de fibres musculaires auxquels ils se distribuent. [Il s'agit de fuseaux neuromusculaires, vus en coupe transversale.]

1888. FÉLIX (W.). Teilungserscheinungen an quergestreiften Muskeln menschlicher Embryonen, *Verhandl. anat. Gesellsch.*, 2e Versamml., Würzburg, Demonstr., *Anat. Anzeiger*, vol. III, p. 719, 720.

[Note préliminaire, voir FÉLIX 1889.]

1888-*a*. KERSCHNER (L.). Bemerkungen über ein besonderes Muskelsystem im willkürlichen Muskel, *Anat. Anzeiger*, vol. III (nos 4-5, 1er février 1888), p. 126-132.

Rapprochant ses propres constatations (étude des muscles des animaux et de l'Homme à divers âges, par la dissociation et les coupes en séries) des données éparses dans la littérature (et qu'il rassemble à peu près complètement pour la première fois), l'A. démontre que des formations décrites jusqu'alors sous des noms divers, dans les muscles normaux et pathologiques, correspondent à un seul et même objet, de structure complexe, existant normalement dans la plupart des muscles, et qui est le fuseau musculaire de KÜHNE. — L'A. donne une description sommaire, mais assez complète (terminaisons nerveuses exceptées) des fuseaux et passe rapidement en revue leurs variations dans les diverses classes de Vertébrés. — Il montre ensuite que les fuseaux ne sont ni des formations pathologiques, ni des centres de multiplication des fibres musculaires ; il émet, en l'appuyant sur des arguments morphologiques, l'hypothèse que ce sont des organes terminaux sensibles recevant les sensations musculaires.

1888-*b*. KERSCHNER (L.). Voy. § 1.

Rapprochement physiologique des fuseaux musculaires et des autres dispositifs nerveux sensitifs des muscles, des tendons, etc. — Première description exacte, quoique trop sommaire, des deux ordres de terminaisons nerveuses dans les fuseaux musculaires. Fibres sensitives : terminaison en spirale autour des fibres musculaires. Fibres motrices.

*1888. RAMON Y CAJAL (S.). Terminaciones nerviosas en los husos musculares de la rana, *Rivista trim. Histol. norm. y patol.*, vol. I, fasc. 1 (mai 1880).

Etude au moyen de la méthode d'Ehrlich (bleu de méthylène) des terminaisons nerveuses, principalement dans le muscle peaucier thoracique de la Grenouille. — Description sommaire (1 fig.) des fuseaux et de leur double innervation, sensitive et motrice. Première description exacte de ces terminaisons, chez la Grenouille. — L'A. exprime l'opinion que les fuseaux sont des organes sensitifs. [Cet important travail est indépendant de ceux de KERSCHNER, dont l'A. n'avait pas connaissance.]

1888-*a*. SIEMERLING (E.). Ein Fall von gummœser Erkrankung der Hirnbasis mit Betheiligung des chiasma nervorum opticorum, *Arch. f. Psychyatrie*, vol. XIX, p. 400-437.

(P. 423). L'A. décrit un corps qu'il considère comme un fuseau musculaire, dans le muscle droit inférieur de l'œil ayant subi une atrophie considérable [?].

1888-*b*. SIEMERLING (E.). Kurze Bemerkung zu der von EICHHORST sogenannten Neuritis fascians, *Arch. f. Psychiatrie*, vol. XIX, p. 824, 825.

Critique fondée de la « neuritis fascians » d'Eichhorst. L'A. considère les fuseaux comme une formation qui existe normalement dans les muscles. Il a remarqué que les lésions les plus diverses des muscles n'ont pas de retentissement appréciable sur les fuseaux.

1889. SIEMERLING (E.). Ein Fall von Alkoholneuritis mit hervorragender Betheiligung des Muskelapparates, nebst Bemerkungen über das Vorkommen neuromuskulærer Stæmmchen in der Muskulatur, *Charité Annalen*, vol. XIV, p. 443-453.

(P. 453). L'A. dit que dans un cas de névrite alcoolique les fuseaux ont joui d'une certaine immunité vis-à-vis des processus pathologiques. Toutefois il n'en est pas toujours ainsi, et dans deux cas d'intoxication phosphorée, l'A. trouva les fibres musculaires remplies de globules de graisse.

1889. BABINSKI (J.). Faisceaux neuromusculaires (critique du travail de M. EICHHORST sur la « neuritis fascians », *Arch. méd. expérim. et anat. path.*, vol. I, p. 416-420, pl. 11.

Ce mémoire ne contient rien de nouveau.

1889. FÉLIX (W.). Ueber Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen, *Zeitschr. wiss. Zool.*, vol. XLVIII, p. 224-359, pl. 15, 16.

L'A. considère, avec KŒLLIKER, les fuseaux musculaires comme des centres de prolifération des fibres musculaires, et cherche à étayer cette opinion par l'étude des muscles d'embryons humains.

1889. KŒLLIKER (A.). Voy. § 1.

(§ 114). Description des fuseaux (Muskelknospen de l'A.) de la Grenouille, des Mammifères, des Reptiles. L'A. confirme la découverte de la terminaison spirale des fibres amyéliniques autour des fibres musculaires vers le milieu de la longueur du fuseau (KERSCHNER). Il persiste dans son opinion première au sujet de la signification physiologique de ces organes.

1890. FRANQUÉ (O. VON). Beiträge zur Kenntniss der Muskelknospen, *Verhandl. d. phys. med. Gesellsch. Würzburg*, vol. XXIV, 30 p., 1 pl.

Étude des fuseaux de la Grenouille, de divers Reptiles et de l'Homme. Il n'est pas question des terminaisons nerveuses. Pas de faits nouveaux notables. L'A. défend l'opinion de Kœlliker au sujet de la signification physiologique des fuseaux.

1890. SANTESSON (C.-G.). Einige Worte über die Neubildung von Muskelfasern und die sogenannten « Muskelspindeln », *Verhandl. d. biol. Vereins Stockholm*, vol. III, p. 26-30 (d'après une analyse du *Jahresbericht von Hermann u. Schwalbe*, vol. XIX, p. 121).

Ayant trouvé les fuseaux très abondants dans un cas d'atrophie musculaire progressive, principalement dans les muscles les plus atrophiés, l'A. pense que les fuseaux représentent un processus de réparation dans les muscles malades.

1890. DOGIEL (A.-S.). Methylenblaureaction der motorischen Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien, *Arch. mikr. Anat.*, vol. XXXV, p. 305-320, pl. XVI.

Description de l'innervation [sensitive seulement] des fuseaux du muscle thoracique de la Grenouille.

1890-*a*. PILLIET (A.). Gaines concentriques autour de corps neuromusculaires, *Bull. Soc. Anat. (Paris)*, p. 275, 276.

1890-*b*. PILLIET (A.). Note sur des corps neuromusculaires à enveloppe semblable à celle des corpuscules de Pacini, *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, p. 313, 314.

1890-*c*. PILLIET (A.). Sur les corps neuromusculaires à gaines paciniennes, *Journal anat. et physiol.*, vol. XXVI, p. 602, 616.

L'A. a rencontré ces corps à gaines paciniennes [fuseaux neuromusculaires] dans les muscles de sujets morts de nombreuses maladies diverses ; les lésions ne paraissent pas retentir sur leur propre structure. Variations dans les dimensions de ces corps et dans la structure de leur gaine lamelleuse. L'A. les rapproche des corps paciniformes et conclut à leur signification d'organes sensibles.

1890. BLOCQ (P.) et MARINESCO (G.). Sur la morphologie des faisceaux neuromusculaires, *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, p. 398, 400.

Les A. insistent sur l'intégrité de ces organes dans les maladies qui s'accompagnent de lésions musculaires, même très marquées. Description des coupes transversales. Variétés d'aspect de ces coupes.

1890. ONANOFF (I.). Sur la nature des faisceaux neuromusculaires, *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, p. 432, 433.

Cette note d'une page est le résumé d'un travail qui n'a jamais paru. Elle a passé complètement inaperçue, quoique son importance soit de

premier ordre. Démonstration expérimentale de l'existence de nerfs moteurs et de nerfs sensitifs propres aux fuseaux : atrophie neuropathique lente des fibres musculaires des fuseaux : les fuseaux sont le point de départ de la plupart des fibres nerveuses sensitives des muscles.

1891. TRINCHESE (S.). Contribution à la connaissance des fuseaux musculaires (*Mem. d. R. Accad. d. sc. d. Istit. Bologna*), *Arch. ital. Biol.*, vol. XIV, p. 221-230.

L'A. a étudié les fuseaux chez des représentants des quatre classes supérieures des Vertébrés. Il les considère comme des stades du développement et de l'innervation de nouvelles fibres musculaires. Il donne de ce processus une description difficilement compréhensible.

1891. ERB (W.). Dystrophia muscularis progressiva, *deut. Zeitschr. Nervenheilk.*, vol. I.

L'A. dit incidemment que les « Muskelknospen » sont en relation avec la régénération du tissu musculaire.

1891. CHRISTOMANOS (A.) et STRŒSSNER (E.). Beitrag zur Kenntniss der Muskelspindeln, *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien.*, math.-naturwiss. Kl., vol. C. Abth. III. p. 417-435. 4 pl.

Dans cet important et excellent mémoire, la structure et le développement des fuseaux musculaires de l'Homme sont traités assez complètement avec des détails nouveaux : on ne relève aucune erreur notable : étude des fuseaux par la méthode des coupes en séries ; la question des terminaisons nerveuses n'est pas abordée. Les A. critiquent fort justement les théories qui font des fuseaux soit un centre de multiplication, soit un lieu de disparition des fibres musculaires : ils inclinent vers l'opinion de KERSCHNER.

1892. MAYS (K.). Ueber die Entwickelung der motorischen Nervenendigung. *Zeitschr. Biol.*, vol. XXIX (N. F. vol. XI), p. 41-85.

(P. 49-52). Discussion des théories relatives à la signification physiologique des fuseaux. L'A. ne se rallie à aucune conclusion.

1892-*a*. THANHOFFER (L. von). Ueber die Nervenendigung der quergestreiften Muskelfasern und über Re-und Degeneration derselben im lebenden Körper. *Anat. Anzeiger*, vol. VII, p. 635-638.

Communication préliminaire. Description confuse. L'A. admet qu'il y a dans les fuseaux musculaires des terminaisons sensitives, et d'autres motrices. Il pense que les fuseaux sont des centres de néoformation de fibres musculaires.

1892-*b*. THANHOFFER (L. von). Neuere Beiträge zur Nervenendigung der quergestreiften Muskelfasern. *Math.-naturwiss. Ber. aus Ungarn*, vol. XI (1894), p. 52-65. 9 pl.

L'A. décrit obscurément, mais figure exactement les terminaisons en rubans spiraux dans les fuseaux de la Souris (pl. VII, fig. 1 et 3).

1892 KERSCHNER (L.). Ueber Muskelspindeln. *Verhandl. anat. Gesellsch.*, 6e Versamml., Wien, p. 85-89.

L'A. fait encore une fois ressortir les raisons qui doivent faire considérer les fuseaux musculaires comme des organes sensitifs, et insiste sur l'existence de véritables terminaisons en plaques motrices, situées à distance de la terminaison sensitive. Il refute ensuite les arguments qu'ont fait valoir les partisans de la theorie de la multiplication des fibres musculaires dans les fuseaux. L'A. indique la technique qui lui a servi à mettre en évidence les terminaisons nerveuses, dans les fuseaux (principalement méthode de Lœwit modifiee, à l'acide formique et au chlorure d'or). — Cette communication etait suivie de demonstration de préparations.

1892. EBNER (V. VON). *Verhandl. anat. Gesellsch.*, 6e Versamml., Wien, p. 85.

En présentant la communication precédente de KERSCHNER, EBNER insiste sur l'existence, dans les fuseaux, de deux sortes de terminaisons nerveuses, dont l'une est analogue aux plaques motrices, et l'autre comparable à celle des organes neuro-tendineux de Golgi. Il partage l'opinion de KERSCHNER sur la signification des fuseaux.

1892. RUFFINI (A.). Sulla terminazione nervosa nei fusi muscolari e sul loro significato fisiologico, *Atti. Accad. d. Lincei*, ann. 289, série 2. Rendic., Cl. d. Sc. fis., mat. e natur., vol. I, f. 1, p. 31-38. — Sur la terminaison nerveuse dans les fuseaux musculaires et sur leur signification physiologique, *Arch. ital. Biol.*, vol. XVIII, p. 106-114, 3 fig.

Travail consacre aux terminaisons nerveuses dans les fuseaux musculaires de l'Homme et surtout du Chat, étudiés par la méthode de Fischer (acide formique, chlorure d'or). Description détaillée, accompagnée d'une bonne figure de la « terminaison à rubans annulospiralés » des fuseaux du Chat. Terminaisons à fleurs. Terminaisons en plaques. Quelques renseignements sur les terminaisons nerveuses des fuseaux de l'Homme. L'A. admet, sous réserves, que les fuseaux sont des organes sensitifs.

1893. VOLKMANN (R.). Regeneration quergestreiften Muskelgewebes beim Menschen und Sæugethier, (*Ziegler's*) *Beitræge path. Anat.*, vol. XII.

(P. 320.) Les fuseaux n'ont rien a voir avec la régénération du tissu musculaire. L'A. pense qu'ils sont en relation avec la croissance normale du muscle.

1893. KERSCHNER (L.). Ueber die Fortschritte in der Erkenntniss der Muskelspindeln, *Anat. Anzeiger*, vol. VIII, nos 14-15 (3 juin), p. 449-458.

L'A. passe en revue les travaux parus sur les fuseaux musculaires depuis ses premières publications. Il expose sommairement les points principaux de chaque travail et classe les opinions exprimées. Il réfute encore une fois la théorie des centres de prolifération, et justifie son opinion d'après laquelle les fuseaux musculaires sont des organes sensitifs. Il donne ensuite une description (plus détaillée que dans ses travaux précédents) des terminaisons nerveuses dans les fuseaux chez les Mammi-

fères, les Reptiles et les Amphibiens; il montre, le premier, par une étude anatomocomparative rapide, la contingence des formes de terminaisons sensitives (notamment de la terminaison annulospirale de RUFFINI). L'A. en étudiant les fibres nerveuses des fuseaux dans certaines maladies de la moelle épinière, a constaté l'extrême lenteur de leur dégénérescence.

1893. RUFFINI (A.). Considerazioni critiche sui recenti studi dell'apparato nervoso nei fusi muscolari, *Anat. Anzeiger*, vol. IX, p. 80-88.

Article de polémique contre KERSCHNER.

1894. KERSCHNER (L.). Bemerkungen zu A. RUFFINI's Aufsatz : Considerazioni critiche sui recenti studi dell' apparato nervoso nei fusi muscolari, *Anat. Anzeiger*, vol. IX, p. 553-562.

Réponse à RUFFINI.
Aucun fait nouveau ne ressort de la polémique entre les deux A. L'un et l'autre ont droit à une place considérable dans l'histoire des fuseaux neuromusculaires. KERSCHNER a eu le mérite : de décrire pour la première fois la terminaison spirale; de distinguer avec précision les terminaisons motrices des terminaisons sensitives des fuseaux; de synthétiser les données disparates des auteurs précédents; de réfuter les théories de la myosclérose et des centres de prolifération; d'indiquer la signification exacte de ces organes. Il est regrettable qu'il n'ait donné aucune figure, que ses descriptions soient restées sommaires et que le mémoire détaillé qu'il annonçait n'ait jamais paru. Pour sa part RUFFINI, sans parler pour le moment de ses travaux ultérieurs, a le mérite d'avoir donné la première description à la fois détaillée et exacte, et la première bonne figure de la terminaison annulospirale.

1894. FORSTER (LAURA). Zur Kenntniss der Muskelspindeln, *Inaug. Dissert.*, Bern, 34 p. et (*Virchow's*) *Arch. path. Anat.*, vol. CXXXVII, p. 121-154, 1 pl.

Étude des fuseaux de l'Homme, par la méthode des coupes. Dans la première partie, l'A. étudie les fuseaux à l'état normal : pas de faits nouveaux importants. Dans la deuxième partie, l'A. étudie les fuseaux dans trois cas pathologiques. L'une de ces observations est extrêmement importante : myélite transverse puerpérale, mort un an après le début, destruction complète de la moelle au-dessous de la sixième paire dorsale, disparition complète des fibres musculaires ordinaires dans les muscles correspondant à la lésion, conservation d'une partie des fibres des troncs nerveux musculaires, conservation des fibres musculaires et de la majeure partie des fibres nerveuses des fuseaux, dégénérescence des racines spinales antérieures, intégrité des ganglions spinaux et des racines postérieures. L'A. conclut de ces faits que les fuseaux musculaires n'ont rien de commun avec la croissance et la régénération des fibres musculaires, mais que ce sont des organes nerveux sensitifs.

1894-*a*. SHERRINGTON (C.-S.). Voy. § 1.

1894-*b*. SHERRINGTON (C.-S.). Voy. § 1.

Voici le sommaire de ce qui concerne les fuseaux. Historique; persistance des nerfs propres des fuseaux après section des racines antérieures; description histologique des fuseaux, beaucoup plus détaillée que celles données jusqu'alors (fibres musculaires, gaine, nerfs, etc.). Persistance des fibres musculaires longtemps après la section du sciatique. Topographie et répartition des fuseaux dans les muscles; toutes les fibres nerveuses centripètes des muscles ne proviennent pas des fuseaux.

1895. Weiss (G.) et Dutil (A.). Sur le développement des terminaisons nerveuses (fuseaux neuromusculaires et plaques motrices) dans les muscles à fibres striées, *C. R. Acad. sc. (Paris)*, vol. CXXI, p. 613-615.

Embryons de Cobaye, chlorure d'or. Les fibres nerveuses aboutissant aux fuseaux neuromusculaires et aux organes de Golgi se développent avant les fibres nerveuses destinées aux plaques motrices.

Les fuseaux ne prennent aucune part au développement des fibres musculaires communes et de leurs plaques motrices. Ils constituent vraisemblablement des organes sensitifs à rapprocher des organes neurotendineux de Golgi.

1896-*a*. Weiss (G.) et Dutil (A.). Recherches sur le fuseau neuromusculaire, *C. R. Soc. de Biol. (Paris)*, 14 mars 1896, p. 290-291.

Constatation d'une fibre nerveuse donnant, au niveau d'un étranglement annulaire, deux branches : l'une se rendant à un fuseau neuromusculaire, l'autre se rendant à un organe neurotendineux de Golgi. Donc le fuseau est un organe sensitif. C'est aussi un organe contractile, car ses fibres musculaires portent des plaques motrices.

1896-*b*. Weiss (G.). et Dutil (A.). Recherches sur le fuseau neuromusculaire, *Arch. de Physiol.*, vol. XXVIII, p. 368-379, 2 pl.

Outre le développement des faits signalés dans les deux précédentes communications et qui présentent seuls un caractère de nouveauté, on trouve encore dans ce mémoire : étude histologique des fuseaux (fibres musculaires, striation, noyaux, — terminaisons nerveuses, — situation, nombre des fuseaux), leur signification physiologique, analogie avec les organes de Golgi. Quelques bonnes figures.

*1896-*a*. Sihler (Chr.). The sensory end-organs of voluntary muscle, *Cleveland med. Gaz.*, vol. II, p. 595.

1896-*b*. Sihler (Chr.). Ueber Muskelspindeln und intramuskulære Nervenendigungen bei Schlangen und Fröschen, *Arch. mikr. Anat.*, vol. XLVI.

Étude faite au moyen d'une méthode imaginée par l'auteur et publiée dans un travail antérieur : macération du tissu musculaire dans un liquide dissolvant la substance collagène du tissu conjonctif, ensuite coloration des nerfs par l'hématoxyline.

Ce travail, dans lequel aucune mention n'est faite des travaux antérieurs, ne renferme aucun fait nouveau notable, et n'a qu'une valeur minime. L'A. a entrevu chez les Serpents deux variétés de fuseaux ; il décrit aux fuseaux des Serpents et de la Grenouille des terminaisons nerveuses motrices ; il pense que les fuseaux sont des organe sensitifs.

1896. Gudden (H.). Klinische und anatomische Beiträge zur Kenntniss der multiplen Alkoholneuritis nebst Bemerkungen uber die Regenerations' Vorgänge im peripheren Nervensystem, *Arch. f. Psychiatrie*, vol. XXVIII, p. 643-741.

(P. 697). Dans un cas de névrite, l'auteur aurait trouvé quelques lésions [qui nous paraissent fort douteuses] des fibres musculaires du fuseau.

1896. RUFFINI (A.). Sulla fine anatomia dei fusi neuromuscolari del gatto e sul loro significato fisiologico, *Monit. zool. ital.*, vol. VII, p. 49-52. [Ce travail a été aussi communiqué à l'*Accad. med. fisica* de Florence, le 24 février 1896.]

Voir RUFFINI, 1898.

1897. RUFFINI (A.) Observations on sensory nerve-ending in voluntary muscles, *Brain* (*a Journ. of Neurol.*), vol. XX, p. 368-374.

Voir RUFFINI, 1898.

*1897. HUBER (G.-C.) et DE WITT (LYD.). Ending of sensory and motor nerves in the « muscle-spindles » of voluntary muscles, with demonstration of preparations (*Amer. physiol. Soc.*) *Science*, N. S., vol. V, p. 908, 909.

Communication préliminaire ; voir 1898.

1897. RAMON Y CAJAL (S.). Terminaciones nerviosas en los husos musculares de la rana (1 fig.), *Riv. trim. microgr.*, vol. II, fasc. 3-4, p. 181-185.

La communication faite par l'A. en 1888 ayant passé complètement inaperçue, il en reproduit d'abord intégralement le texte. — L'A. ajoute ensuite quelques remarques relatives aux terminaisons nerveuses motrices des fuseaux, au non-fusionnement des fibres musculaires dans la région équatoriale, à la situation de l'arborisation sensitive.

1897. LANGHANS (TH.). Anatomische Beiträge zur Kenntniss der Cretinen, (*Virchow's*) *Arch. path. Anat.*, vol. CXLIX, p. 155-187.

Voy. p. 178-186 : Die Muskelspindeln. — L'A. rappelle quelques données des auteurs antérieurs sur les fuseaux, et notamment l'observation capitale de FORSTER (1894). Il a constaté dans les fuseaux de l'Homme des cellules vésiculeuses analogues à celles des troncs nerveux. Il insiste sur l'importance physiologique de la clôture hermétique de l'espace fusal. — Étude des fuseaux dans le tabès : les fuseaux sont normaux, sauf peut-être les nerfs dont les lésions possibles sont difficiles à apprécier. — Étude des fuseaux chez les crétins ; l'A. a constaté l'exfoliation des lamelles internes de la gaine, l'excrétion de mucine dans l'espace fusal, de la densification du tissu conjonctif axial, lésions qui ne sont probablement pas spéciales aux crétins.

1897. SPILLER (W.-G.). The neuromuscular Bundles (Muskelknospen, Muskelspindeln, Faisceaux neuromusculaires), *Journ. of nerv. and ment. Disease*, vol. XXIV, 626-630.

Travail inspiré par Déjerine. Intégrité des fuseaux dans un cas d'atrophie musculaire.

1897. BATTEN (F.-E.). The muscle-spindles under pathological conditions, *Brain* (*Journ. of Neurol.*), vol. XX, p. 138-179, 8 pl.

Historique Étendu. — Étude des fuseaux de l'Homme à l'état normal et dans diverses maladies. Méthodes : coupes, fixations et colorations ordinaires, méthode de Marchi, de Pal ; dissociations, méthode de Sihler. — La partie consacrée a l'histologie normale contient de nombreux faits, sans nouveautés saillantes. Fuseaux dans certaines maladies : dans six cas de paralysie infantile, fuseaux intacts ; dans deux cas de tabès, fuseaux intacts, dans un troisième cas, lésions des fibres amyéliniques terminales [?] ; dans un cas de myopathie primitive (forme Leyden), trois cas d'atrophie musculaire myélopathique et plusieurs cas de névrites, fuseaux intacts ; dans un cas de paralysie ancienne du plexus brachial, lésions dégénératives des fuseaux. Après section du sciatique, dégénération excessivement lente des fibres musculaires fusales. [Les figures (photogrammes) sont dépourvues de valeur démonstrative. Les méthodes employées par l'A. montrent bien l'absence de lésions grossières mais sont absolument insuffisantes pour déceler des lésions fines, notamment des terminaisons nerveuses.]

1897. GRÜNBAUM (A.-S.). Note on muscle-spindles in pseudo-hypertrophic paralysis, *Brain* (*Journ. of Neurol.*), vol. XX, p. 365-367, 2 pl.

Dans un cas de myopathie pseudo-hypertrophique, les fuseaux sont trouvés à peu près intacts, ou avec des lésions minimes et douteuses.

1897. HORSLEY (V.). Short note on sense organs in muscle and on preservation of muscle-spindles in conditions of extreme muscular atrophy following section of the motor nerve, *Brain* (*Journ. of Neurol.*), vol. XX, p. 375, 376, 2 pl.

Intégrité des fuseaux longtemps après la section du sciatique chez le Chat.

1897. MORPURGO (B.). Ueber Activitäts-Hypertrophie der willkürlichen Muskeln, (*Virchow's*) *Arch. path. Anat.*, vol. CL, p. 522-554.

Les fibres musculaires des fuseaux ne participent pas à l'hypertrophie physiologique subie par le muscle.

1897. CIPOLLONE (L.-T.). Ricerche sull' anatomia normale e patologica delle terminazioni nervose nei muscoli striati, *Suppl. Annali di medicina navale*, vol. III, 1 vol. in-4°, 282 p., 5 pl. (Torino, Rosenberg et Sellier).

Voir : X. Del fuso neuro-muscolare, p. 223-282 et pl. 5.
Mémoire important. — Technique : chlorure d'or, par méthode de Lœwit-Fischer perfectionnée. — Animaux étudiés : Lézard, Grenouille, Pigeon, Cobaye, Lapin, Chien et Homme. — Les recherches de l'auteur ont porté principalement sur les terminaisons nerveuses (elles ont été exposées à leur place dans cette revue). — Longue réfutation. de la théorie des centres de prolifération. L'A. adopte la théorie qui fait du fuseau un organe sensitif, et discute le rôle qu'il joue dans le sens musculaire. — Recherches expérimentales sans succès. [L'A. ne s'est pas méfié suffisamment des images artificielles fournies par la méthode de l'or.]

1898. ASKANAZY (M.). Pathologisch-anatomische Beiträge zur Kenntniss des morbus Basedowii insbesondere über die dabei auftretende Muskelerkrankung, *Deut. Arch. klin. Med.*, vol. LXI, p. 118-136, 2 pl.

(P. 158, 159). Dans trois cas de maladie de Basedow, l'A. trouva des lésions des fibres musculaires fusales, sans lésions des nerfs [les lésions indiquées (prolifération nucléaire, perte de la striation, etc.) sont *très douteuses*].

1898. SIEMERLING (E.). Zur Lehre der spinalen neuritischen Muskelatrophie, etc., *Arch. Psych. und Nervenkr.*, vol. XXXI, p. 105-127, 3 pl.

(P. 116). Fuseaux intacts dans l'atrophie musculaire myélopathique.

1898. LASLETT (E.-E.) et WARRINGTON (W.-B.). The morbid anatomy of a case of lead paralysis. Condition of the nerves, muscles, muscle-spindles and spinal cord, *Brain* (*Journ. of Neurol.*), vol. XXI, p. 224-231.

Etat normal des fuseaux dans la paralysie saturnine.

1898. BATTEN (F.-E.). Experimental observations on early degenerative changes in the sensory end-organs of muscles, *Brain* (*Journ. of Neurol.*), vol. XXI, p. 388-404.

L'A., ayant observé des lésions des fuseaux dans le tabès, se propose d'essayer de les reproduire expérimentalement, et aussi de voir dans quel ordre se font les lésions dans l'étendue du neurone sensitif musculaire après la section nerveuse. — Méthodes variées; coupes, méthodes ordinaires, méthodes de Pal, de Marchi; dissociations, méthode de Sihler. — Dans une première partie, l'A. étudie les fuseaux du Chien normal; pas de faits nouveaux notables; opinion étrange sur les amas de noyaux de la région équatoriale (l'A. les prend pour des cellules). — Dans une deuxième partie, l'A. étudie l'état des fuseaux et des nerfs musculaires, un temps variable après section des nerfs du plexus brachial à l'émergence du canal neural. Les premières modifications des terminaisons nerveuses du fuseau (méth. de Sihler) sont visibles vingt-quatre heures après la section et arrivent rapidement à la disparition à peu près complète des fibres nerveuses. [Ce travail n'a qu'une importance minime.]

1898-1899. POLOUMORDWINOFF (D.). Voir § 1.

Quelques renseignements, sans aucune nouveauté, sur les terminaisons nerveuses dans les fuseaux chez la Grenouille, le Lapin et le Cobaye. Méthode employée : bleu de méthylène. — Non-dégénérescence des fibres nerveuses du fuseau chez la Grenouille, après section des racines spinales.

(1895)-1898-*a*. RUFFINI (A.). *Sulla fina anatomia dei fusi Neuromuscolari del gatto e sul loro significato fisiologico*, Siena (S. Bernardino, éd.), 32 p. [Ce mémoire est daté de décembre 1895.]

1898-*b*. RUFFINI (A.). On the minute anatomy of the neuro-muscular spindles of the cat, and on their physiological significance, *Journ. of Physiol.*, vol. XXIII, p. 190-208, 2 pl. [Traduction légèrement abrégée du mémoire italien précédent.]

Les nombreux faits contenus dans ce mémoire ayant été detaillés dans cette revue, nous en donnerons seulement ici le sommaire. Historique (résumé); forme, topographie, nombre des fuseaux; capsule et ses relations avec les autres éléments: espace lymphatique; faisceau de Weismann; fibres nerveuses et leurs terminaisons (primaire, secondaire, en forme de plaque); diverses sortes de fuseaux (à terminaison nerveuse: complexe, intermédiaire, simple): considérations physiologiques.

[Ce mémoire, très important, est écrit avec une précision et une clarté remarquables. Le travail original de l'A. a surtout porté sur les terminaisons nerveuses, étudiées par la méthode à l'or de Fischer-Lœwit perfectionnée par lui.]

1898-*c*. RUFFINI (A.). Voy. § 1.

(P. 244, 251). Considérations sur la part respective que prennent les corpuscules de Pacini, les organes musculotendineux de Golgi et les fuseaux neuromusculaires, à la perception des sensations d'origine musculaire [voir la deuxième partie de cette revue à paraître ultérieurement].

1898. RAMON Y CAJAL (S.). *Textura del sistema nervioso del Hombre y de los vertebrados* (Madrid, M. Moya éd.), vol. I, p. 402-409.

Exposé didactique bref.

1898. HUBER (G.-C.) et DE WITT (LYD.). A contribution on the motor nerve-endings and on the nerve-endings in the muscle-spindles. *Journ. of compar. Neurol.*, vol. VIII, 5 pl.

[Ce mémoire n'apporte à peu près rien de nouveau a la question des fuseaux (sauf la situation épilemmale des terminaisons sensitives).] Les observations des A. ont porté sur des Reptiles, Amphibiens, Oiseaux et Mammifères, et ont été faites principalement avec le bleu de méthylène. Historique étendu. Mauvaises figures.

1898-*a*. GIACOMINI (E.). Sui fusi neuro-muscolari dei Sauropsidi. *Atti. Accad. Fisiocrit. Siena*, Sér. 4, vol. IX.

Étude des fuseaux chez les Reptiles (Ophidiens, Sauriens, Chéloniens) et les Oiseaux, principalement au point de vue des terminaisons nerveuses, par la methode à l'or de Fischer-Lœwit. Ce travail important contient beaucoup de faits nouveaux. Distinction, pour la première fois, de deux formes de fuseaux chez les Ophidiens et les Sauriens. L'A. considère comme sensitives les terminaisons en plaques des fuseaux, et, d'une manière générale, toutes les terminaisons en grappes.

1898. CIPOLLONE (L.-T.). Nuove ricerche sul fuso neuromuscolare. *Ric. fatte nel Lab. di anat. Roma ed in altri Lab. biol. (Todaro)*, vol. VI, fasc. 2-3, p. 157-200, pl. VIII.

Mémoire important, complétant celui de 1897. Signification motrice des terminaisons dites en forme de plaques; l'auteur la démontre par des faits d'ordre morphologique (principalement la découverte des collatérales des fibres nerveuses motrices), et par une expérience (compression momentanée de l'aorte, chez le Lapin, destruction ischémique de la substance grise de la moelle, dégénérescence des nerfs moteurs et des terminaisons en forme de plaques des fuseaux, conservation des terminaisons sensitives du fuseau) Etude critique des travaux de RUFFINI (1896) et de SHERRINGTON. Considérations physiologiques sur les fuseaux et les organes de Golgi : rôle de ces organes dans la perception des sensations musculaires et les réflexes. Considérations sur la physiologie pathologique du tabès. Critique de l'opinion de GIACOMINI sur la signification sensitive des terminaisons en grappes.

1899. RUFFINI (A.). Una rivendicazione di priorità a S. Ramon Cajal nel considerare come organi di senso i fusi neuromuscolari, con qualche considerazione sui recenti studi dell' argomento, *Anat. Anzeiger*, vol. XVI, p. 13-26.

L'A. passe en revue les travaux récents sur les fuseaux. Il discute surtout les opinions émises sur la signification des terminaisons en plaques. Il persiste à considérer ces terminaisons comme sensitives.

*1899. KŒLLIKER (A. von). *Erinnerungen auf meinem Leben* (Leipzig).

1899. BAUM (J.). Beiträge zur Kenntniss der Muskelspindeln (*Inaugur. Dissert., med. Fak. Würzburg*, 59 p., 2 pl.), *Anat. Hefte*, vol. XIII, p. 251-305 (1900).

Ce travail ne contient guère de faits nouveaux. C'est une revue générale, méritoire et assez complète (sauf en ce qui concerne la description des terminaisons nerveuses, qui est très écourtée). Les chapitres concernant l'anatomie pathologique et la physiologie des fuseaux sont particulièrement bien faits.

1900. SIHLER (CHR.). Die Muskelspindeln. Kerne und Lage der motorischen Nervenendigungen, *Arch. mikr. Anat.*, vol. LVI, p. 334-354, 1 pl.

En ce qui concerne les fuseaux (première partie), que l'A. étudie au moyen de sa méthode, chez les Reptiles et la Grenouille, ce travail est mauvais : documentation bibliographique presque nulle, technique mauvaise pour les terminaisons nerveuses (que l'A. n'a en réalité pas vues), descriptions incomplètes et souvent erronées, même par rapport aux travaux antérieurs.

1900-*a*. KŒLLIKER (A von). Zur Geschichte der Muskelspindeln, *Anat. Anzeiger*. vol. XVII, p. 270, 271.

Minime rectification bibliographique à propos de BAUM.

1900-*b*. KŒLLIKER (A. von). I nervi dei muscoli, *Verhandl. anat. Gesells.* (14e Versamml., Pavia), p. 206-210.

L'A. renonce à son ancienne conception du rôle des fuseaux dans le développement des fibres musculaires.

1900-*a*. Pick (Fr.). Zur Kenntniss der progressiven Muskelatrophie, *Deut. Zeitschr. Nervenheilk.*, vol. XVII, p. 1-56, 3 pl.

Intégrité des fuseaux dans l'atrophie musculaire myopathique.

1900-*b*. Pick (Fr.). Die muskelspindeln und ihre Funktion. Zusammenfassendes Referat, *Centralbl. allgem. Path. u. path. Anat.*, vol. XI, p. 266-280.

1900. Crevatin (Fr.). Voy. § 1.

L'A. figure une terminaison spirale caractéristique des fuseaux, trouvée dans un muscle droit de l'œil d'un bœuf (fig. 7).

1901. Crevatin (Fr.). Ueber Muskelspindeln von Säugethieren, *Anat. Anzeiger*, vol. XIX, p. 173-176.

L'A. s'occupe principalement de la terminaison nerveuse en plaque, il la considère comme sensitive et croit qu'elle peut manquer. Première observation de fuseaux dans les muscles oculaires.

1901. Ruffini (A.) et Picconi (G.). Sulla fina anatomia dei fusi neuromuscolari nell' uomo neonato, *Atti Accad. Fisiocrit., Siena*, sér. 4, vol. XIII, p. 227-229.

Description sommaire des terminaisons nerveuses dans les fuseaux de l'Homme nouveau-né; grande ressemblance avec les dispositifs décrits chez le Chat.

1901. Perroncito (A.). Voy. § 1.

L'A. démontre que, chez les Lacertiens, les fuseaux reçoivent des fibres nerveuses motrices, qui aboutissent aux terminaisons en plaques; ces fibres sont ordinairement des collatérales de fibres nerveuses motrices communes, collatérales se détachant soit d'un étranglement annulaire, soit d'une plaque motrice même (fibrilles ultraterminales de Ruffini).

1901. Dogiel (A.-S.). Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln und dem Centrum tendineum des Diaphragma beim Menschen und bei Sæugethieren, *Arch. mikr. Anat.*, vol. LIX, p. 1-31, 2 pl.

Étude des terminaisons nerveuses dans les fuseaux de divers Mammifères, par la méthode du bleu de méthylène. Pas de faits nouveaux importants. L'A. considère les terminaisons en plaques comme motrices. Fuseaux dans le diaphragme.

1902. Forster (Laura). Note on fœtal muscle-spindles, *Journ. of Physiol.*, vol. XXVIII, p. 201-203.

L'A. indique les principaux caracteres des fuseaux d'embryons humains de quatre, cinq et six mois.

1902. HUBER (G.-C.). Neuromuscular Spindles in the intercostal muscles of the Cat (*Proceed. Assoc. americ. Anat.*, Chicago), *Amer. Journ. Anat.*, vol. I, p. 520, 521.

Nombre et distribution des fuseaux dans les muscles intercostaux du Chat.

1902. PERRONCITO (A.). Voy. § 1.

Découverte de fibres amyeliniques très fines dans les plaques motrices communes et dans les fuseaux (Lézard, chlorure d'or). Confirmation des premiers résultats de l'A. sur les collatérales motrices des fuseaux.

1902. CREVATIN (Fr.). Voy. § 1.

Fuseaux dans les muscles oculaires du Dromadaire.

1902-*b*. CAVALIÉ (M.). Sur les terminaisons nerveuses motrices dans les muscles striés, chez le Lapin. (*Réun. biol. de Bordeaux*), *C. R. Soc. Biol. Paris*), p. 1280-1282.

Chez le Lapin, pas de fuseaux dans le muscle crémaster.

1903. DOGIEL (A.-S.). Voy. § 1.

L'A. signale des fuseaux dans les muscles intercostaux.

1903. PERRONCITO (A.). Voy. § 1.

Le Gérant : CL. REGAUT.

Lyon. — Imp. A. Storck et Cie, 8, rue de la Méditerranée

REVUE GÉNÉRALE
D'HISTOLOGIE

Comprenant l'exposé successif des principales questions d'anatomie générale, de structure, de cytologie, d'histogenèse, d'histophysiologie et de technique histologique.

PUBLIÉE PAR LES SOINS DE

J. RENAUT
Professeur d'Anatomie générale
à la Faculté de Médecine de Lyon,
Membre associé de l'Académie de Médecine.

Cl. REGAUD
Professeur agrégé
Chef des travaux pratiques d'Histologie
à la Faculté de Médecine de Lyon.

Avec la collaboration de savants français et étrangers.

TOME I, FASCICULE 2

J. RENAUT et J. MOLLARD

LE MYOCARDE

Avec 34 figures dans le texte

A. STORCK & Cie, IMPRIMEURS-EDITEURS, LYON
PARIS, 16, rue de Condé, près l'Odéon

1905

Prix du Fasc. 2. — 16 fr.

FASCICULE 2

LE MYOCARDE

PAR

J. RENAUT
Professeur d'Anatomie générale
à la Faculté de Médecine de Lyon.

J. MOLLARD
Médecin des Hôpitaux de Lyon

Décembre 1904.

INTRODUCTION

IDÉE GÉNÉRALE DU MYOCARDE. — MUSCULATURE SPÉCIALE DU CŒUR SANGUIN. — QUESTIONS CONTROVERSÉES ET PROBLÈMES PENDANTS.

On appelle *myocarde* la partie musculaire du cœur sanguin des animaux vertébrés. Le myocarde double l'endocarde d'un rets contractile ; C'est un muscle « rétiforme ». Il actionne le réservoir contractile qu'est en somme le cœur, dont l'endocarde représente seul et essentiellement la paroi vasculaire proprement dite. Ainsi que Leeuwenhoek l'a vu tout le premier (1715-1722), il est formé de fibres musculaires, striées en long et en travers comme celles des muscles striés ordinaires ; il fournit donc à la paroi vasculaire cardiaque, développée en réservoirs, la contractilité du mode brusque. Extérieurement, il est doublé, et enveloppé dans toute son étendue, par le péricarde : lequel est un département secondairement individualisé et clos de la cavité pleuro-péritonéale ou « cœlome ». Le myocarde réalise de la sorte un muscle très particulier, dont en outre la contraction s'opère entre deux séreuses. Il résulte de cette particularité, et aussi des dispositifs spéciaux affectés dans le cœur par le tissu musculaire à contraction brusque, une véritable individualité pour lui parmi les autres muscles striés. Cette individualité se poursuivra partout dans son histoire, et tout aussi bien au point de vue physiologique et anatomo-pathologique qu'histologique. C'est également elle qui fait de la question du myocarde l'une des plus importantes en Anatomie générale, en Physiologie et en Médecine.

Le cœur est un réservoir contractile.

Une telle question, toujours à l'étude, très difficile d'ailleurs à résoudre en son intégralité, subit naturellement une série de variations suscitées par les travaux consécutifs dont elle est l'objet. D'autre part, ces mêmes travaux, qui comblent certaines lacunes, qui corrigent certaines erreurs, qui trop souvent aussi en introduisent d'autres — ici comme ailleurs, nous ne voulons pas dire davantage qu'ailleurs — provoquent forcément, et chaque fois, de nouvelles controverses. De leur ensemble aussi naît fréquemment la position de quelques problèmes nouveaux. Présentement, il en est un certain nombre qui demeurent pendants, d'autres dont il faudrait dégager la formule pour les exactement poser. C'est cela même qui motive l'opportunité et l'actualité d'une revue générale sur le myocarde, c'est-à-dire limitée à l'étude du *tissu musculaire cardiaque* (1), du moins pour le moment.

*
* *

Un point qu'il faut d'emblée spécifier, c'est en quoi la musculature du cœur sanguin est particulière, et fait du myocarde un muscle sensiblement différent des autres muscles striés. La solution de cette question constitue en effet l'introduction indispensable à toute étude *analytique* du tissu musculaire cardiaque.

Nature musculaire du cœur.

Tout d'abord, il ne faudrait pas croire que la nature musculaire du cœur ait été reconnue rapidement et anciennement, bien qu'Hippocrate l'eût affirmée d'emblée. A une époque relativement rapprochée de nous, Spiegel (1627) reprochait encore, et quelque peu durement, cette affirmation au médecin de Cos. Tous les anatomistes contemporains de Spiegel et ceux de la Renaissance unanimement, ne relevaient d'ailleurs entre les muscles ordinaires et la substance agissante du cœur, à peu près que des différences. On savait seulement, depuis les travaux d'Erasistrate et de Galien, que le cœur est une poche contractile qui renferme du sang ; mais on n'admettait pas que par sa partie contractile il fût un muscle : 1° parce que les fibres qu'il contient sont enchevêtrées sans ordre et tout autrement que dans les muscles du tronc et des membres ; 2° parce que son mouvement n'est pas volontaire.

(1) La question des *nerfs du cœur* sera traitée en particulier par MM. Mollard et Cl. Regaud dans l'un des fascicules devant paraître prochainement et déjà annoncé. Celle de la substance musculaire striée, prise au point de vue analytique et des théories de la contraction musculaire fera aussi l'objet d'un fascicule ultérieur.

L'origine de cette erreur régnante est imputable aux Arabes, et Gabriel de Zerbis (1502) en attribue la responsabilité à Averrhoès. Il est curieux de lui voir faire cette réfutation bien avant la magnifique floraison des écoles anatomiques du XVIe siècle. En outre, il est juste de le citer ici ; car, à notre connaissance du moins, cet anatomiste médiéval est le premier précurseur de Bichat. Son grand ouvrage renferme en effet toute une partie où sont étudiés les tissus en général : c'est-à-dire une véritable « Anatomie générale » de ceux-ci. Gabriel de Zerbis dit expressément : « Averrhoès a eu le tort d'enseigner (*non recte docuerit*) que « le cœur n'est pas un muscle parce que son mouvement n'est pas soumis à la volonté... Cependant, le cœur procède bien de la nature des autres muscles (*cor musculo ceteris visceribus est filius*). Il est fait d'une chair solide ; et dans cette chair, les fibres sont dispersées en tous sens (*dispersis*). Il a un chef, un milieu et une queue, comme un muscle des membres (*lacertus*). Et en plus, le cœur est l'organe d'un mouvement local comme aussi le muscle. » Et il conclut que c'est un muscle ; puis il étudie le jeu de ses fibres contractiles, projetées en divers sens. Les longitudinales attirent le sang aéré, les transversales le retiennent; les obliques en tous sens rejettent hors des cavités cardiaques ce qui est à rejeter. C'est la pure constitution d'un réservoir contractile, d'un muscle rétiforme tel que nous l'entendons aujourd'hui en Anatomie générale (1).

De son côté, Harvey (1628) ayant montré que la poche cardiaque à cavités multiples est l'agent actif de l'impulsion qui conduit le sang dans les canaux de distribution et détermine ainsi la circulation, faisait à son heure cesser les discussions stériles des anatomistes sur la nature, musculaire ou non, de la partie charnue du cœur ou myocarde. Il démontrait qu'elle agit bien physiologiquement comme un muscle ; c'est-à-dire en imprimant à un mobile (le sang) un mouvement dans un sens déterminé. Mais c'est seulement à Leeuwenhoek (1715-1722) que la science est redevable de la démonstration cruciale. Il vit que le myocarde, qui se contracte comme un muscle, est formé de fibres striées en long et en travers identiquement comme celles des muscles des membres. C'est donc bien là un muscle. Seulement, les fibres musculaires cardiaques diffèrent de celles des muscles ordinaires en ce qu'elles sont arborisées. Dans un muscle tel que le

Découverte des fibres rameuses et striées du myocarde.

(1) Au sujet des muscles striés et de leur division en *lamellaires, fasciculés* et *rétiformes*, voy. *Traité d'Histologie pratique*, fasc. 2, p. 904, 1893.

biceps huméral ou le couturier, les fibres musculaires sont réunies en faisceaux de fils parallèles : tels ceux d'un écheveau non pelotonné. Dans le muscle cœur, elles se poursuivent et s'intriquent dans tous les sens. Ceci, non seulement comme il arriverait pour un écheveau de fil empelotonné, mais en outre comme si, avant d'avoir été tournés en peloton, ces fils avaient été préalablement tressés en filet, c'est-à-dire rendus anastomotiques les uns des autres. En un mot, Leeuwenhoek a démontré que les fibres musculaires du cœur sont disposées en *réseaux rameux* (Canard, Bœuf, etc.) chez tous les animaux qu'il a à ce point de vue étudiés. Il a ainsi découvert et déterminé le type essentiel de la musculature cardiaque.

La découverte de Leeuwenhoek ne fut cependant prise en considération par aucun des anatomistes qui se sont succédé depuis lors jusqu'à Kœlliker. Kœlliker (1850-*a*, p. 601) la remit en lumière, la vérifia, puis l'étendit au cœur de la Grenouille, de l'Homme, du Veau, du Chien, du Chat, etc. Il lui assigna conséquemment son caractère général. Sensiblement plus tard, Remak (1850) la rappelait de son côté. Depuis lors, il n'y eut sur ce point de la structure du myocarde que des observations et, par suite, des discussions de détail. Elles furent toutefois, comme on va le voir, très importantes.

Les fibres myocardiques forment un réseau continu.

Mais ce qui fut dorénavant acquis, c'est la disposition des fibres musculaires myocardiques en un *réseau continu*, sinon peut-être dans toute l'étendue du muscle cœur, du moins dans de larges parties de celle-ci. On ne saura peut-être jamais — vu les difficultés techniques sur ce point — si, entre les insertions extrêmes des fils du réseau musculaire cardiaque, les mailles de ce réseau sont toutes continues entre elles et dans tout le muscle. On est certain, du moins, que la disposition rétiforme se retrouve partout dans le myocarde. Cette disposition même le sépare absolument de tous les muscles « fasciculés ». Dans le tissu musculaire strié, elle n'existe, en effet, que pour le cœur sanguin et les cœurs lymphatiques. Elle y réalise la musculature spéciale des réservoirs contractiles, agissant sur leur contenu par le mode brusque et constituant la variété de muscles striés qu'on a appelés « rétiformes ».

*
* *

Il y a près de trente ans, quand Ranvier fit, au Collège de France, ses remarquables leçons sur le système musculaire (1875-76), il y aborda l'étude analytique du tissu musculaire du cœur sanguin

et celle aussi des cœurs lymphatiques, alors assez mal connus. Il trouva entre les deux cette analogie : qu'ils sont l'un et l'autre constitués par des fibres musculaires disposées en réseau rameux ; et cette différence : que la fibre musculaire cardiaque est seule résoluble, soit immédiatement par l'action du réactif de MOLESCHOTT (solut. aqueuse de potasse à 35 ou 40 p. 100), soit plus lentement par celle de l'alcool au tiers, en une série de segments plus ou moins étendus et de configuration rameuse variable, renfermant chacun un ou deux noyaux. Ce sont les « segments de Weismann ». En outre, il constata cet autre fait parfaitement exact, que seules les fibres musculaires du cœur sanguin des Mammifères, traitées par le nitrate d'argent ou par l'acide chlorhydrique dilué, portent régulièrement de distance en distance, par leur travers, la bande ou « trait scalariforme » découvert par EBERTH (1866). Il n'y a rien de pareil sur les fibres musculaires des cœurs lymphatiques.

Distinction entre les fibres myocardiques et celles des cœurs lymphatiques.

Cette constatation avait, à cette époque, une grande portée. La potasse et la soude à 40 p. 100 d'une part, l'alcool dilué au tiers d'autre part, étaient alors universellement considérés comme ayant la propriété, pour ainsi dire élective, de dissoudre les ciments intercellulaires et de mettre ainsi en liberté les éléments cellulaires soudés par un ciment sur leurs limites respectives. Aussi, successivement WEISMANN (1861), KOELLIKER (1862), puis EBERTH (1866), enfin SCHWEIGGER-SEIDEL (1870), L. FRÉDERICQ (1875), RANVIER (1876) admirent que le « trait scalariforme d'Eberth » répondait à un trait de ciment intercellulaire, soudant entre eux les « segments de Weismann » en lesquels la fibre musculaire cardiaque était résoluble par la potasse à 35–40 p. 100 : le réactif de MOLESCHOTT dissolvant tout simplement ce trait de ciment.

Résolubilité des fibres myocardiques en segments cellulaires.

Et, comme le dit très bien MARCEAU (1903-*b*, p. 202), « tous les histologistes admirent à peu près comme axiome que *les fibres cardiaques sont formées de cellules soudées par un ciment soluble dans la solution de potasse caustique et réduisant en noir le nitrate d'argent.* » — Dans cette conception, le myocarde devenait un muscle strié UNIQUE DANS SON ESPÈCE, formé de cellules musculaires courtes et rameuses variablement soudées bout à bout pour intercepter par leur ensemble le rets musculaire général. La musculature des cœurs lymphatiques, également individuelle de son côté, répondait à un syncytium de fibres rameuses, continues et fondues entre elles sur tout leur parcours et dans toute l'étendue du réseau.

Conception du tissu musculaire cardiaque fondée sur ce fait.

*
* *

Dissociation segmentaire des fibres myocardiques.

Ceci parut d'autant et plus définitivement établi, qu'en 1877, la découverte d'une altération pathologique nouvelle de la fibre musculaire cardiaque (Renaut et Landouzy, 1877) apporta un argument en apparence décisif à la conception que nous venons d'exposer. Tout morceau d'un myocarde frais devenu sur ce point, — d'ailleurs pour quelque cause que ce soit, — lentement et progressivement asthénique, se résout si on les dissocie dans l'eau ou le sérum artificiel avec des aiguilles, immédiatement, en une poussière de fragments en général d'apparence cellulaire, tout comme il arriverait pour un morceau d'un myocarde dissocié dans la solution de potasse à 40 p. 100. C'est-à-dire qu'on met ainsi en liberté, par une pure action mécanique faible et sans intervention histochimique quelconque, les « segments de Weismann » renfermant chacun un ou deux noyaux et considérés chacun aussi comme l'une de ces cellules musculaires cardiaques que le ciment, occupant les traits scalariformes d'Eberth, souderait les unes aux autres pour former les fibres musculaires rameuses myocardiques. Ici le ciment, qu'Eberth avait d'ailleurs antérieurement vu former une ligne large et nette ou même se dissoudre sans le secours d'aucun réactif dans *l'atrophie brune* du myocarde, subit une altération particulière. Il augmente d'épaisseur et en même temps il se ramollit. Il devient jusqu'à un certain point ductile. Les cellules musculaires cardiaques sont ainsi, dans les fibres rameuses modifiées, comme attelées les unes aux autres par des traits élastiques très extensibles. Il saute aux yeux qu'avec une pareille modification, d'ailleurs le plus souvent inégalement accusée sur les diverses parties du parcours des fibres rameuses, celles-ci ne peuvent plus se contracter ni vite, ni énergiquement, ni de façon homogène et encore moins à fond. — Ainsi la lésion, qui reçut de nous en 1888 le nom définitif de *dissociation segmentaire*, expliquait suffisamment l'asthénie musculaire cardiaque qui survient dans l'immense majorité des cas où on l'observe. De plus, elle paraissait fournir une nouvelle démonstration de la résolubilité des fibres rameuses myocardiques en une série de cellules courtes, répondant chacune à un « segment de Weismann ».

Ses rapports avec l'asthénie myocardique.

Toutefois, il était évident que parmi les éléments de la poussière myocardique obtenue par dissociation sur un cœur atteint de « myocardite segmentaire », tous n'avaient pas également une signification

cellulaire. Certains fragments, même étendus et quelquefois rameux, ne renfermaient pas de noyau. On discuta sur cette question longuement, comme on le verra au paragraphe de cette étude consacré au phénomène de la dissociation segmentaire. Et les uns prétendirent que ce dernier ne consistait que dans un cassottement de la fibre cardiaque, devenue de distance en distance plus fragile. D'autres soutinrent, avec nous, que les fragments sans noyau pouvaient très bien être rapportés à des brisures, artificielles cette fois-ci, de certaines branches des cellules cardiaques elles-mêmes rameuses, tandis qu'en majorité les « segments de Weismann » mis en liberté — par exemple observés sur une coupe d'un muscle papillaire malade en un point central après fixation dans son entier — montraient en grande majorité les segments munis de noyaux. Souvent même ils formaient un amas de segments brouillés à la façon des pièces d'un jeu de dominos qu'on aurait mêlées. Si l'on joint à cela qu'un de nous (Renaut, 1893) constata ce fait intéressant : à savoir qu'un fragment de myocarde imprégné d'argent et montrant les « traits d'Eberth » dessinés en noir, se disssocie sous le microscope, par la potasse à 40 p. 100, juste au niveau de ces mêmes traits en « segments de Weismann », il semblait bien naturel de conclure que dans la dissociation segmentaire, la mise en liberté des segments eût aussi pour cause essentielle le ramollissement, puis la fonte des « traits scalariformes d'Eberth », et que ces mêmes segments répondissent bien en majorité à des cellules musculaires courtes soudées entre elles.

Fragmentation et dissociation segmentaires.

D'autre part, tous les histologistes n'admettaient pas que les fibres musculaires rameuses du myocarde fussent des chaînes de cellules soudées entre elles par un ciment, ni que le trait scalariforme fût une ligne de ciment. Parmi eux, certains (Wagener, 1872), puis v. Ebner (1900) considéraient le trait d'Eberth comme une pure figuration soit accidentelle, soit artificielle. Quand on voit se produire, dans une question très importante et très travaillée, de semblables divergences portant sur un point pour ainsi dire essentiel, il en faut conclure que le sujet est à reprendre ; ou du moins qu'une interprétation nouvelle reste à donner de certains faits.

Significations diverses attribuées aux traits d'Eberth.

Ici, tout le problème se réduit à savoir si l'on a ou non bien saisi la signification du « trait scalariforme d'Eberth ». Ce trait est-il une ligne de ciment intercellulaire, comme en majorité les histologistes l'ont compris jusqu'à présent ? Ou bien, répond-il à une modification d'ordre purement évolutif subie par la substance contractile des fibres musculaires cardiaques des Vertébrés supérieurs, chez lesquels

seulement le trait scalariforme a été bien observé? Et s'il ne répond pas à une figuration soit accidentelle, soit artificielle, mais à une formation réelle qui ne soit pas une ligne de ciment, comment dès lors convient-il de l'envisager tant au point de vue histologique qu'au sens histo-physiologique? — Voilà les principales questions qui se posent à son sujet, ou plutôt que posent les faits nouveaux mis successivement en lumière par Przewoski (1893), Hoche (1897), Martin Heidenhain (1901), Marceau (1902-1903).

L'exposé de ces faits, leur coordination entre eux, la discussion des interprétations diverses dont ils ont été l'objet, constitueront l'un des chapitres importants de cette revue générale. Car de leur examen impartial résultera la conception qu'on doit se former du sens même de la musculature cardiaque, et de son individualité parmi les autres variétés du tissu musculaire strié. Cette conception ne sera probablement pas encore définitive. Au fur et à mesure qu'on s'avance dans la connaissance des faits, on s'aperçoit aisément que de nouvelles difficultés surgissent et que de nouveaux problèmes se posent ; conséquemment, il apparaît ainsi qu'il y a de nouvelles inconnues à dégager. Et comme, de l'idée qu'on peut se faire des dispositifs histologiques et cytologiques d'un tissu, dépend la rectitude des déductions physiologiques et pathologiques qu'on en doit forcément tirer, on conçoit aisément, dès qu'il s'agit d'une formation anatomique d'importance capitale telle que le myocarde en est une, tout l'intérêt qui s'attache à en poursuivre l'analyse pour la considérer de mieux en mieux, en son vrai sens et sous son vrai jour. En effet, c'est de la constitution intime des éléments anatomiques actifs d'un tissu que dépendent ses aptitudes évolutives et réactionnelles. C'est-elle qui, une fois connue, permet de prévoir le sens, parfois même de déterminer les limites de leurs flexions morphologiques. Or, personne n'a aujourd'hui le droit d'ignorer que ces mêmes flexions de la forme, consécutives aux variations survenues dans le fonctionnement, sont l'essentiel même des lésions à retenir en Anatomie pathologique.

*
* *

La fibre cardiaque est-elle nue ?

A côté de cette grande question soulevée par l'étude histologique du myocarde, il en reste d'autres en apparence d'ordre secondaire mais dont cependant l'examen est absolument nécessaire, si l'on veut se faire une idée exacte de la musculature cardiaque et des conditions spéciales de sa vie propre, tant agissante que réagissante, au sein de l'organisme et du milieu intérieur de ce dernier qui conditionne celle-ci.

La première question consiste à savoir si, comme on l'admet couramment, la fibre rameuse myocardique est nue, ou bien si elle est limitée à sa périphérie par un *sarcolemme* à la façon de celle des muscles fasciculés ? Question du sarcolemme.

Si l'on met à part la conception (tout à fait particulière et que nous discutons plus loin) de Rouget (1863) sur le sarcolemme des fibres musculaires ordinaires et sur celui un peu différent qu'il attribue aux fibres musculaires cardiaques, on voit l'existence d'un sarcolemme admise d'abord seulement par Weismann (1861) : il est dû pour lui à la fusion des « membranes cellulaires » latérales de ses « segments cellulaires » myocardiques ; celle des régions mitoyennes à ces segments accolés bout à bout, ayant disparu. Un peu plus tard, Winkler (1867) se prononçait, lui aussi, en faveur du sarcolemme ; mais il en faisait une dépendance du fin tissu conjonctif intramusculaire du cœur.

C'est également à cette manière de voir que se range Minervini (1898). Il admet que le tissu conjonctif se dispose autour de chaque fibre musculaire myocardique en une fine membrane enveloppante, ayant la valeur d'un sarcolemme quoiqu'elle soit d'origine extra-cellulaire. Jusqu'ici, nous voyons les rares histologistes qui admettent l'existence d'un sarcolemme autour des fibres myocardiques, l'envisager comme une mince gaine continue et cylindroïde à la façon d'un manchon, laquelle est pour certains une dépendance du tissu conjonctif ; tandis que pour Weismann seul elle répond à une membrane cellulaire.

Ramon y Cajal (1888) mit en évidence, à l'aide de sa méthode, une figuration particulière et qu'il rapporte également à un « sarcolemme » très mince régnant sur le pourtour des fibres musculaires cardiaques. Elle consiste en une série de petits arceaux pelliculaires marginaux insérés au niveau des disques minces. Hoche (1897) retrouva non seulement cette même figuration, mais il en vérifia l'existence par une série de méthodes de coloration. Chaque petit arceau de la formation pelliculaire marginale dessine un feston entre deux disques minces consécutifs tout le long de la fibre rameuse ; cette formation se comporte donc exactement comme le sarcolemme d'un faisceau musculaire primitif de la patte des Insectes. *C'est donc un sarcolemme.* Glaser (1898) confirma ces observations tout en faisant remarquer qu'on ne peut jamais mettre en évidence le dispositif décrit par Cajal, puis par Hoche, sur les fibres du myocarde atteint de myocardite segmentaire, et même parfois dans toutes les régions d'un myocarde normal. La question en était là lorsque parut, en 1901, le très remarquable travail de Martin Heidenhain.

M. Heidenhain (1901) montra que, sur les segments d'un myocarde fixé par le sublimé de façon prolongée et après coloration des coupes par l'hématoxyline au vanadium, les fibres cardiaques rameuses apparaissent entourées par une formation pelliculaire différenciée, exactement disposée comme l'avait dit Hoche, et électivement teinte en bleu indigo plus ou moins foncé, ainsi que les disques minces insérés sur elle aux limites de chacun des segments contractiles consécutifs. Le reste de la substance contractile se colore en brun plus ou moins orangé. Il ne saurait donc pour lui y avoir de doute, la fibre musculaire cardiaque n'est pas nue ; elle est doublée d'une formation marginale enveloppante tout comme la fibre des muscles fasciculés l'est par le sarcolemme bien connu. Heidenhain considère cette formation comme étrangère au tissu conjonctif : c'est pour lui une simple pellicule protoplasmique différenciée. Marceau (1903) arrive aussi à la même conclusion.

La question du « sarcolemme » des fibres musculaires cardiaques est donc mûre pour l'exposition et la discussion critique. Elle est, nous le répéterons, réellement importante. Car au point de vue de sa nutrition intime, des échanges qui conditionnent celle-ci et qui ont le tissu conjonctif du myocarde pour milieu intermédiaire, il n'est pas du tout indifférent de savoir si la fibre musculaire cardiaque est nue ou encapsulée. Il ne l'est pas davantage de savoir si la mince gaine marginale de cette fibre appartient à la cellule musculaire cardiaque, ou bien si elle lui est fournie par le tissu conjonctif.

*
* *

Tissu conjonctif du myocarde.

L'étude de ce dernier doit également être reprise et approfondie. On admet (J. Renaut, 1893, p. 710 et suiv.), que le tissu conjonctif propre du cœur peut être subdivisé : 1° en une charpente de tissu connectif *modelé* qui cloisonne le myocarde et forme son squelette fibreux comme le font les aponévroses et les expansions aponévrotiques à l'égard des muscles fasciculés ordinaires... c'est la *formation fasciculante ;* 2° en outre, le *tissu conjonctif lâche* règne entre les fibres musculaires rameuses, dans les intervalles des lames fasciculantes adossées, au pourtour des vaisseaux de distribution, etc. Ce double dispositif prend seulement son développement complet et ses caractères tranchés dans le myocarde des Mammifères de haute taille ; en tout cas il est typique et il ne subsiste guère actuellement de contestations à son sujet. Les vaisseaux sanguins du myocarde sont aussi bien connus.

Vaisseaux sanguins.

En revanche, il est un point sur lequel on discute toujours : c'est le dispositif lymphatique du myocarde. Le tissu conjonctif myocardique est-il, comme Ranvier le professait en 1876, une véritable « éponge lymphatique » constituée par l'ensemble des « fentes de Henle » communicantes entre elles ; est-il, au contraire, dépourvu de lymphatiques canaliculés, comme nous l'avons nous même soutenu ? (J. Renaut 1893, p. 715). Entre ces deux opinions diamétralement opposées, il s'en est produit une série d'autres intermédiaires. Aujourd'hui, toutefois, il semble bien que le moment soit venu de solutionner cette question ; car elle n'a été si controversée que parce que, jusqu'ici, on s'est fait des idées assez fausses tant de la constitution générale du tissu conjonctif, que du rapport de ce tissu avec le système lymphatique.

Vaisseaux lymphatiques avérés et lymphatiques contestés.

Or, de la connaissance histologiquement exacte du tissu conjonctif tant lâche que modelé, de ses aptitudes évolutives et réactionnelles et de ses rapports avec les fibres musculaires, les vaisseaux sanguins et les lymphatiques dans le muscle cœur, dépend l'exactitude ou l'inexactitude d'une série de conceptions secondes soit histo-physiologiques, soit anatomo-pathologiques. Pour ne citer qu'un cas, c'est là qu'est la clef même de l'histoire de ce qu'on appelle en bloc les *scléroses cardiaques*. Nous consacrerons, pour toutes ces raisons, un chapitre important à l'étude du tissu conjonctif, des vaisseaux sanguins et du dispositif lymphatique dans le myocarde. Il est même à prévoir que ce chapitre clôtural de notre revue deviendra le plus fécond de tous en applications. Il s'agit là, en effet, du *milieu intérieur* où s'opère l'action musculaire cardiaque; conséquemment, celui dont les variations conditionneront variablement aussi cette même action, et avec celle-ci la manière d'agir, de réagir et, en somme, de vivre, de l'organisme lui-même tout entier.

Importance des dispositions conjonctives et vasculaires.

SECTION PREMIÈRE

Éléments histologiques actifs du myocarde : Fibres musculaires cardiaques.

CHAPITRE PREMIER

LA FIBRE MUSCULAIRE RAMEUSE MYOCARDIQUE

La masse musculaire du myocarde affecte chez tous les Vertébrés une disposition générale spongieuse, résultant de l'intrication d'une multitude de travées entre-croisées en divers sens. Chez certains Vertébrés inférieurs, tels par exemple que la Grenouille, cette intrication de travées plus ou moins volumineuses forme toute l'épaisseur de la paroi cardiaque. Il n'y a (Ranvier, 1880) entre l'endocarde qui tapisse le rets trabéculaire en en suivant tous les détails, et le péricarde sous lequel les travées se massent en une surface continue, pas un seul vaisseau sanguin pénétrant le muscle. Le tissu conjonctif est également rare, ou même reste absent tant dans les intervalles des travées, qu'à l'intérieur de celles-ci, quand bien même elles ont acquis une certaine épaisseur. Il en est de même chez les Poissons, les Batraciens, les Sauriens et les Ophidiens. C'est seulement chez les Chéloniens et les Crocodiliens, où les travées musculaires cardiaques sont devenues assez volumineuses, qu'on trouve régulièrement dans l'intérieur de celles-ci des capillaires sanguins et des cellules rameuses du tissu conjonctif (Marceau, 1903-*b*). Le mouvement de pénétration du tissu conjonctif et des vaisseaux sanguins dans le myocarde s'accuse

Myocardes dépourvus de vaisseaux sanguins propres.

d'ailleurs de façon progressive, au fur et à mesure que les travées musculaires se massent pour former une paroi davantage compacte et puissante. C'est ce qui arrive pour les ventricules, chez les animaux même inférieurs où la paroi ventriculaire prend une certaine épaisseur; du même pas elle se vascularise variablement.

Myocardes vascularisés.

Chez les Vertébrés supérieurs adultes (Oiseaux et Mammifères), la pénétration du tissu conjonctif et des vaisseaux sanguins dans la masse musculaire s'est effectuée largement. Sauf dans la portion auriculaire et sous l'endocarde des ventricules, la disposition trabéculaire et spongieuse a fait place à un corps de muscle compact. Ce muscle semble formé de plans de fibres dont le nombre et les relations réciproques ont beaucoup préoccupé les anatomistes du scalpel, mais que nous n'énumérerons et ne discuterons pas ici. En effet, nous avons seulement à nous occuper, dans cette revue, de la structure histologique du muscle cardiaque. Nous commencerons cette étude par celle de la *fibre musculaire rameuse myocardique*, qui est essentiellement l'élément histologique actif du myocarde, et le caractérise en tant que muscle strié spécial.

§ 1er. — Configuration générale des fibres musculaires cardiaques.

Mise en évidence de la fibre myocardique rameuse.

Que la fibre musculaire cardiaque soit une fibre rameuse, comme l'ont indiqué Leeuwenhoek (1715-1722) et Kœlliker (1850), c'est un fait qu'il est facile de vérifier sur le cœur d'un grand Mammifère quelconque (Homme, Chien, Mouton, Bœuf, etc.). Après l'avoir fixé par une injection d'alcool à 90° poussée dans les cavités cardiaques (c'est-à-dire de façon à étaler largement la paroi), on trace au rasoir quatre traits superficiels interceptant un carré ou un rectangle ; puis, soigneusement, on détache l'endocarde en le laissant doublé d'un plan de fibres musculaires aussi minces que possible. On tend ensuite la membrane et les fibres myocardiques qu'elle a emportées avec elle, sur la lame de verre, par le tour de main de la demi-dessiccation. On colore ensuite par telle méthode qu'on désire ; et l'on voit les fibres musculaires dessiner un rets continu, interrompu seulement là où quelques-unes des fibres ont été brisées par le fait de la manipulation.

Inégalité des branches.

On reconnaîtra dès lors aisément que ces fibres interceptent, par leur concours, des mailles irrégulières et que, pour former celles-ci, elles se poursuivent par des branches inégales — les petites résultant de la bifurcation des grosses sous des angles divers. Si la tension a

été parfaite, on voit que dans toute l'étendue du réseau de fibres musculaires, la striation longitudinale de la substance contractile se poursuit, de son côté, *sans aucune discontinuité ni irrégularité*. On distingue aisément aussi la striation transversale (*fig. 1*).

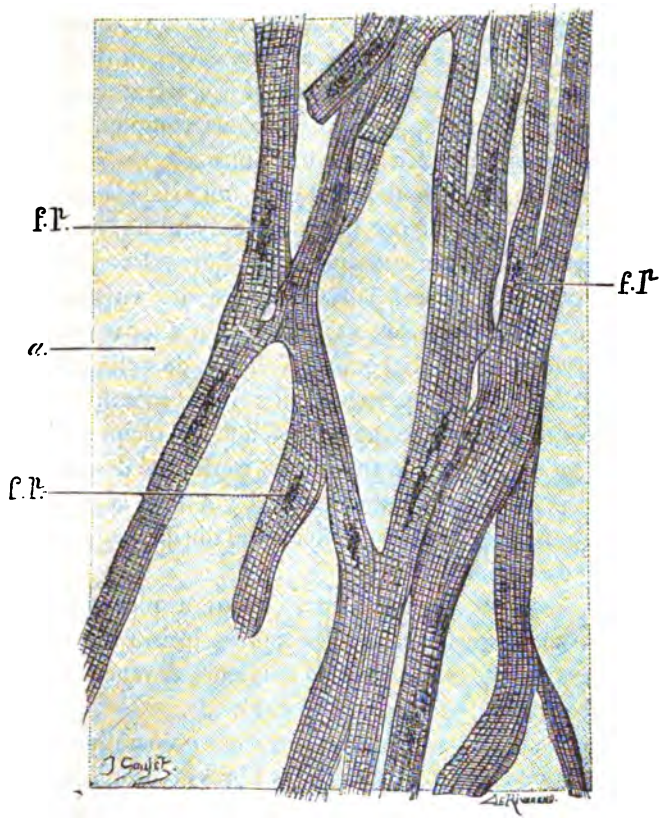


Fig. 1. — Fibres musculaires rétiformes du cœur de l'Homme, étalées en réseau sous l'endocarde (fixation par l'acide osmique à 1 p. 300, glycérine neutre).

fp, fp, fp, fuseaux protoplasmiques occupant l'axe de chaque fibre et dont le renflement correspond aux noyaux cellulaires cardiaques.
On voit nettement la *continuité* des éléments longitudinaux de la substance contractile tout du long des fibres myocardiques, bien que celles-ci soient en deux points au moins traversées par des bandes transversales d'Eberth.
(D'après J. Renaut, *Traité d'Histologie pratique*, t. Ier, p. 607, fig. 217.)

Il résulte de cette observation facile une conséquence importante : c'est que, qu'il y ait ou non, de distance en distance et par le travers des fibres musculaires cardiaques, des limites cellulaires, celles-ci ne sauraient du tout intéresser la continuité de la substance contractile,

Continuité de la substance contractile tout du long des fibres rameuses.

du moins dans l'état normal. La substance contractile, ici formée comme dans les muscles striés par des faisceaux fibrillaires réunis en « cylindres primitifs de Leydig », ne subit aucune interruption sur son parcours dans toute l'étendue du réseau continu des fibres rameuses myocardiques. Au niveau des points de bifurcation des fibres cardiaques répondant, si l'on veut, aux nœuds de leur rets général, on n'observe non plus aucune déviation de l'ordonnance parallèle des cylindres primitifs. Ceux-ci s'écartent comme le font des fils dans ce qu'on appelle un chiasma complet, pour passer d'une des branches du réseau dans une autre.

Une disposition intéressante, c'est celle qui existe là où, le plan de fibres musculaires emporté par l'endocarde ayant une certaine épaisseur, on voit des fibres rameuses profondes former leur propre rets au-dessous de celui des superficielles. De distance en distance, elles adhèrent à ces dernières. Sur ces points, il n'y a pas entre les deux un simple accolement, mais bien un échange de cylindres primitifs.

Par groupes, ceux-ci passent d'une fibre superficielle dans la substance contractile d'une fibre profonde et réciproquement. De même donc qu'il y a, dans le myocarde, continuité des fibres musculaires rameuses pour former un réseau, il y a dans la substance contractile continuité des groupes d'éléments fibrillaires qu'on appelle les cylindres de Leydig.

Ces faits, sur lesquels v. Ebner (1900) a récemment rappelé l'attention, sur lesquels aussi, peu après, insista Hoyer (1901), n'étaient certainement pas ignorés de tous leurs devanciers. Quelques-uns les avaient même figurés (voy. *fig. 1*).

Individualisation des fibres myocardiques à leur périphérie.

Il est également aisé de voir, sur la même préparation qui permet de constater les faits précédents, que les fibres myocardiques rameuses sont nettement individualisées à leur périphérie, quel que soit d'ailleurs leur diamètre, lequel est variable dans les diverses branches du réseau. En effet, elles sont limitées sur leur bord, constamment, par un trait continu comme tracé à l'encre, et d'ailleurs parfaitement distinct du cylindre primitif de Leydig le plus marginal. Ce trait répond à une limite résistante. Et, en aucun cas, les cylindres primitifs voisins de la surface ne se dissocient sous l'influence des tensions variées, comme le feraient ceux d'une fibre musculaire de l'aile d'un Insecte. Mais non plus, nulle part on ne voit apparaître, au niveau des ruptures par élongation des fibres musculaires, quelque chose de semblable à un sarcolemme vrai, tel qu'il y en a un au pourtour des fibres musculaires ordinaires. On peut donc conclure de

cette double observation, que les fibres rameuses myocardiques ne sont pas revêtues d'une gaine sarcolemmique du type ordinaire; mais qu'elles sont en revanche exactement déterminées, sur tout leur pourtour et dans toute leur étendue, par une formation limitante marginale, dont la nature et la signification exactes ne peuvent, d'ailleurs, être spécifiées d'emblée.

Noyaux des fibres myocardiques.

Tout du long des branches rameuses du réseau musculaire myocardique, on voit se succéder des noyaux. Ils ne sont pas équidistants entre eux. On en voit qui sont rapprochés les uns des autres jusqu'à se toucher (*noyaux couplés*). D'autres sont placés à petite distance les uns des autres. D'autres enfin sont isolés : on n'en trouve d'autres, soit isolés, soit rapprochés ou couplés, qu'au bout d'un certain parcours le long de la fibre rameuse. Sur le trajet de celle-ci, les noyaux prennent place indifféremment sur les branches ou sur les points de bifurcation ou nodaux. Tous sont *intérieurs* à la fibre; ils occupent son axe à peu près exact, au sein d'un fuseau de protoplasma granuleux parsemé de grains de pigments bruns, plus nombreux, s'il s'agit d'un Homme adulte ou d'un grand Mammifère avancé en âge. En dehors de ce fuseau protoplasmique axial, les intervalles des cylindres primitifs de la substance contractile sont occupés par une substance brillante, réfringente et en apparence sans structure. A la périphérie, cette substance aboutit à la ligne limitante marginale dense et nette dont nous avons parlé un peu plus haut. Comme nous le verrons plus loin, elle répond à la portion du protoplasma qui s'est différenciée pour unir et séparer les cylindres de Leydig, c'est-à-dire au protoplasma *intercontractile* (J. Renaut, 1893, p. 756) ou *sarcoplasma* proprement dit.

Tous les noyaux sont intérieurs ou axiaux.

Protoplasma fusal.

Protoplasma intercontractile.

Par le travers des fibres rameuses, on voit la striation transversale se comporter comme celle des muscles fasciculés ordinaires. Cette striation se poursuit, sans interruption ni accident le long de toutes les branches du réseau — d'autant mieux développée et détaillée qu'on observe une partie du réseau ou une branche de celui-ci qui a été mieux tendue. Rien ici ne révèle l'existence des « traits scalariformes d'Eberth », sauf dans le cas où l'on a pris pour objet d'études un myocarde affecté de dissociation segmentaire. On ne distingue des autres aucune série de disques minces, soit plus élargis, soit plus ou moins réfringents, ou encore ayant pris une autre coloration que le reste de leurs similaires, si l'on a employé une méthode courante.

De plus, jamais non plus on ne voit de fibres musculaires ne pas se poursuivre pour former le réseau myocardique continu. Aucune ne se

Continuité du réseau myocardique

termine par des extrémités naturelles effilées dans le vide des mailles. Il n'y a pas, dans le myocarde des Mammifères, de branches se terminant librement : de « branches aveugles » telles que celles décrites par Marceau (1903-*b*) dans le myocarde des Vertébrés inférieurs. Toute discontinuité dans le rets musculaire répond ici à une branche artificiellement rompue au cours des manipulations exercées. Ajoutons que dans aucune coupe du myocarde on ne peut non plus en rencontrer.

Tel nous apparaît, en sa constitution générale, le dispositif du réseau musculaire myocardique chez les Vertébrés supérieurs et chez l'Homme. Il semble bien de prime abord continu dans tous ses éléments essentiels. On ne voit en réalité finir les fibres cardiaques que dans les points où elles prennent leur insertion extrême. Ceci arrive tout d'abord au niveau des tendons filiformes des valvules auriculo-ventriculaires. A la racine de ces petits cordons plutôt fibreux qu'exactement tendineux, on voit s'engager d'abord une portion du réseau musculaire, puis filer dans l'épaisseur du cordon une ou plusieurs (Durand, 1879) fibres qui ne présentent plus de branches latérales et ressemblent à celles des muscles fasciculés. Ces fibres musculaires rectilignes, ordinairement très grêles, se terminent comme celles des muscles striés ordinaires par des extrémités coniques ou effilées au sein du petit cordon fibreux tendiniforme. Des dispositions terminales semblables ont été observées au niveau des « anneaux fibreux » (von Ebner, 1902-*a*, *b*). Partout ailleurs on n'en rencontre aucune.

Terminaisons des fibres myocardiques.

Trait scalariforme d'Eberth.

Cela posé, il faut dire encore un mot du « trait scalariforme d'Eberth », dont nous discuterons la signification plus loin dans un chapitre spécial. Il est aisé de mettre cette figuration en évidence dans le myocarde de tous les Mammifères adultes. Il suffit d'imprégner fortement de nitrate ou de picrate d'argent, soit l'endocarde, soit le péricarde lorsqu'il est mince (par exemple chez le Cobaye), et de chasser ensuite l'endothélium par le pinceau avant d'enlever la membrane entre quatre incisions, pour faire apparaître le trait sur le travers de toutes les fibres atteintes par l'imprégnation. On peut dès lors l'observer (*fig.* 2) tel que l'avait vu lui-même Eberth (1866). Si l'on veut le faire apparaître sur les plans de fibres musculaires autres que les superficiels, il suffit de pratiquer une injection interstitielle du myocarde avec le mélange osmio-picro-argentique. Le liquide injecté pénètre par les fentes de Henle ; il les remplit et les fixe tout à la fois imprégnées et distendues. Toutes les fibres musculaires cardiaques répondant aux parois de la fente montreront par leur travers les traits scalariformes, régulièrement dessinés en noir.

Nous avons, en vue même de ce travail, reproduit ces deux ordres de préparations et par suite repris l'étude du trait scalariforme mis en évidence par la méthode de l'argent. Le trait, comme l'avait indi-

Etude du trait scalariforme par la méthode de l'argent.

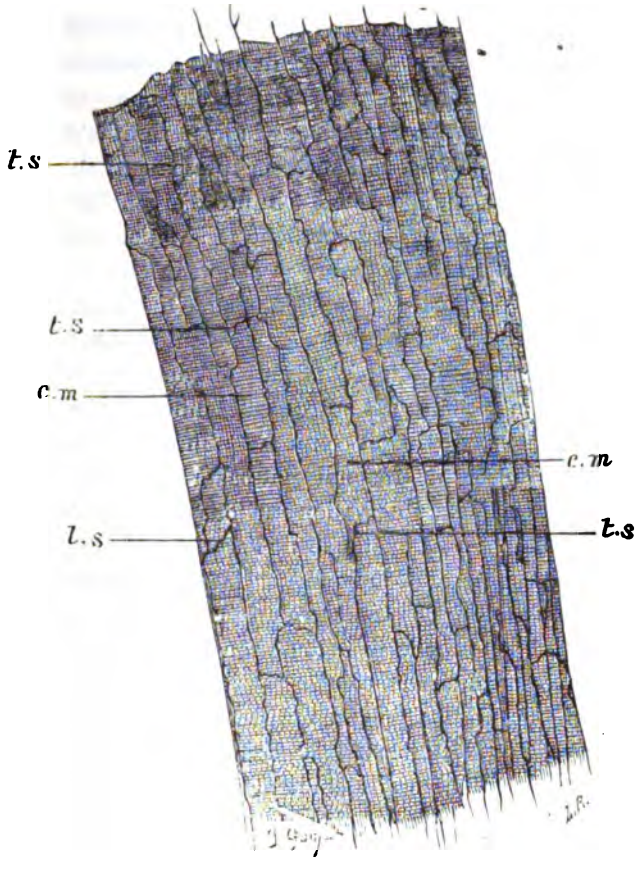


Fig. 3. — Surface d'un muscle papillaire du ventricule gauche du Mouton. Imprégnation de nitrate d'argent pour mettre en évidence les *Traits scalariformes d'Eberth.* — D'après J. Renaut (*Traité d'Histologie pratique*, t. I, 1893).

t. s. Traits scalariformes; — *c. m*, Segments des fibres myocardiques intermédiaires aux traits scalariformes consécutifs, et considérés comme des cellules musculaires cardiaques.
On voit que la réduction de l'argent s'est faite sur les interlignes longitudinaux des fibres cardiaques, tout aussi bien que par leur travers sur les traits d'Eberth.

qué Ranvier (1880), passe toujours exactement par une série de disques minces, qui ne sont pas toujours, ou plutôt ne sont que rarement à la même hauteur d'un travers à l'autre de la fibre, tant sur le pourtour que dans l'épaisseur de celle-ci. De telle sorte que la

série des *paliers*, représentés par le trait passant par les disques minces, dessine une échelle dont le profil varie au fur et à mesure qu'on élève ou qu'on abaisse l'objectif, de la face antérieure de la fibre observée à la postérieure. De plus, *on ne voit pas une nappe continue d'imprégnation relier entre eux*, de la profondeur à la surface, ces divers étages de paliers se succédant dans l'épaisseur de la fibre. Le trait ne répond donc pas à une nappe cloisonnante transversale continue. En effet, les interlignes des cylindres primitifs de Leydig, qui formeraient le *pas* de chaque palier, ne présentent, entre les étages successifs de paliers, qu'une légère teinture d'argent ne différant pas de celle qui dessine, après l'argentation, la striation longitudinale de la fibre musculaire sur son parcours en dehors des traits d'Eberth.

Segments nucléés ou sans noyau entre les traits consécutifs.

On peut aussi reconnaître, par cette même méthode, qu'entre les traits scalariformes successifs, les segments intermédiaires de la fibre cardiaque renferment soit un seul noyau, soit deux noyaux couplés ou voisins, ou distants les uns des autres, soit enfin pas de noyau du tout. Ceci était du reste parfaitement connu, et n'impliquait nullement que les traits scalariformes ne répondissent pas à des limites cellulaires ; car on peut faire la même observation sur tous les endothéliums imprégnés d'argent. — Mais la méthode de l'argent met tout aussi bien en évidence le fait intéressant indiqué par Martin Heidenhain (1901), c'est à savoir qu'à côté des traits scalariformes *complets*, c'est-à-dire barrant la fibre en échelle dans toute son épaisseur et sur tout son travers, on en rencontre *d'incomplets* — c'est-à-dire n'intéressant la fibre que sur une portion de son épaisseur. Ces premiers faits, que les prédécesseurs de M. Heidenhain, (y compris nous-mêmes), n'avaient point remarqués tandis qu'ils auraient pu aisément le faire, apparaîtront certainement comme créant une présomption d'ores et déjà défavorable à la conception du myocarde demeurée jusqu'ici classique.

En effet, on ne saurait dorénavant, sur les mêmes données qui avaient servi à Eberth pour l'imaginer et la faire prévaloir, soutenir que sans conteste les traits scalariformes répondent à des lignes de ciment intercellulaire séparant, et d'autre part attelant entre elles de courtes cellules musculaires rameuses et striées en long et en travers (*fig. 3*), de façon à réaliser le réseau musculaire continu caractéristique du myocarde. Les traits scalariformes, mis en évidence par la méthode de l'argent, n'ont pas les caractères essentiels des ciments intercellulaires tels qu'on les connaît. De plus, on ne peut les faire apparaître, tant par l'imprégnation d'argent que par les autres méthodes aujour-

d'hui connues, ni chez tous les Vertébrés, ni même chez les Vertébrés supérieurs de tous les âges.

Absence du trait scalariforme chez les Vertébrés inférieurs et les myocardes embryonnaires.

MARCEAU (1903-*b*) a essayé vainement de retrouver les traits scalariformes chez les Poissons, les Batraciens et les Reptiles, et aussi chez les Oiseaux encore jeunes, quoiqu'arrivés cependant à leur complet développement. Enfin, chez les fœtus de Mammifères et même chez leurs petits quelque temps encore après la naissance, il n'a jamais non plus réussi à les mettre en évidence.

Fig. 3. — Schéma des fibres musculaires cardiaques correspondant à la conception jusqu'ici adoptée, d'après MARTIN-HEIDENHAIN (1901).

Cellules à limites complètes accolées en chaînes. Trajet des fibres nettement individualisé: anastomoses latérales petites.

Toutefois, si les traits d'Eberth ne répondent probablement pas à des lignes de ciment intercellulaire : conséquemment si l'on doit probablement aussi désormais considérer derechef le rets des fibres musculaires myocardiques comme répondant à une formation musculaire ramifiée, syncytiale et continue telle qu'on la voit se présenter dans les cœurs lymphatiques, il ne s'ensuit pas que ces mêmes traits ne répondent à rien. Car c'est à leur niveau que la potasse à 40 p. 100, et un réactif dont l'action est beaucoup moins brutale et histologiquement bien plus intéressante, l'*alcool au tiers* de RANVIER (1880), rompent la continuité du réseau des fibres cardiaques et mettent en liberté les « segments de Weismann ». C'est aussi à leur niveau que s'opèrent et la dissociation segmentaire, et la fragmentation du myocarde dans les cas pathologiques où l'on observe ces lésions. — Et nous émettons même hardiment cet avis que, là où par aucune méthode aujourd'hui connue on ne peut faire apparaître de traits d'Eberth ni même rien qui leur ressemble par le travers des fibres cardiaques (Poissons, Batraciens, Reptiles — jeunes des Oiseaux et des Mammifères) il y a un dispositif inconnu, mais d'existence certaine, qui permet par exemple à l'alcool au tiers de mettre en liberté des

cellules rameuses ayant la même valeur chacune qu'un segment de Weismann.

Autrement dit, de distance en distance, sur le parcours des fibres musculaires cardiaques continues entre elles en réseau, il existe, soit par tout leur travers, soit marginalement ou même partiellement dans leur épaisseur, *des lignes histochimiquement différenciées* sur lesquelles l'action dissolvante de l'alcool dilué au tiers s'effectue électivement. C'est seulement ainsi qu'on peut comprendre qu'un fragment du myocarde de la Grenouille, des Tortues, du Lézard ou du Triton, se résolve au bout de quelques jours en segments irrégulièrement rameux et renfermant ou non des noyaux, c'est-à-dire en des segments tout à fait comparables à ceux que met en liberté la fonte des traits scalariformes chez les Vertébrés supérieurs, et qu'on a considérés jusqu'à ces derniers temps comme des cellules musculaires myocardiques.

Fibres musculaires cardiaques des Vertébrés inférieurs. — Les travées musculaires qui, par leur intrication, réalisent le dispositif spongieux du myocarde des Vertébrés inférieurs, avaient été tout d'abord considérées comme des formations simples. Weismann (1861) fit voir le premier que l'action d'une solution de potasse à 35 p. 100 les résout en une série de segments, qu'il considéra et qu'on regarda après lui comme cellulaires. Il décrit ces segments comme des cellules aplaties et fusiformes, à substance contractile striée en long et en travers, mais dont la forme en fuseau subit cependant de nombreuses irrégularités et devient un peu rameuse. Chaque segment est le plus souvent terminé par deux ou trois pointes inégales ; il s'unit à celui qui le précède et à celui qui le suit en engageant ses pointes terminales dans les intervalles des pointes terminales de ces mêmes segments. Ainsi, les divers segments s'attellent les uns aux autres pour former les travées. Ceci est le mode même d'union des fibres musculaires lisses, par exemple dans la musculature rétiforme de la vessie de la Grenouille. Weismann compare d'ailleurs le myocarde des Vertébrés au cœur des Vers et des Mollusques, en admettant cette seule différence essentielle entre les deux que, chez les Vertébrés, le myocarde est formé de cellules musculaires striées en long et en travers.

Travée du myocarde des Vertébrés inférieurs.

Toutefois, il fait remarquer que les segments isolés par lui, et qu'il considère chacun comme une cellule musculaire, sont fréquemment de configuration diverse comme ils sont de taille très inégale. Certains portent des dentelures non seulement à leurs extrémités, mais aussi sur leurs bords. Leurs expansions, soit terminales, soit marginales, ne se projettent pas toujours dans le sens de la travée myocardique cor-

respondante. En outre, chez les vieilles Grenouilles, les cellules musculaires sont rameuses et restent parfois unies deux par deux. Chez la Couleuvre, la Vipère péliade, tous les segments formant une travée musculaire d'une certaine longueur demeurent indissociables et restent unis les uns aux autres. Ils se seraient donc fusionnés en une fibre étendue et complexe.

Gastaldi (1862) et Koelliker (1862) confirmèrent les premières observations de Weismann. Mais tandis que Koelliker, comme Weismann, admettait que dans certaines portions du myocarde, ou chez certains animaux dans le myocarde tout entier, les cellules musculaires primitivement distinctes se fusionnent, Gastaldi considérait les portions du rets musculaire non résolubles en cellules distinctes comme le résultat de la croissance de ces cellules primitives, qui auraient poussé des branches anastomotiques entres elles et multiplié leurs noyaux sur le parcours de celles-ci (1). Schifferdecker (*Gewebelehre*, Bd. II, p. 113) décrit aussi chez la Grenouille des fibres musculaires anastomosées sur de larges étendues, et von Ebner (1902-*b*) en signale aussi la présence dans le myocarde du Gardon.

Les fibres myocardiques sont rassemblées jointives dans les travées musculaires des Vertébrés inférieurs.

On a donc constaté jusqu'ici l'existence de *portions* seulement de réseaux rameux dans le myocarde des Vertébrés inférieurs. La disposition spongieuse de ce myocarde et la réunion des fibres musculaires en travées épaisses ; d'autre part, l'absence presque absolue du tissu conjonctif et des vaisseaux sanguins dans l'épaisseur de ces mêmes travées : tout cela ne permet pas de voir les fibres musculaires écartées les unes des autres, — telles qu'elles apparaissent au-dessous des plans endocardique et péricardique, ou même sur des coupes du myocarde des Mammifères et des Oiseaux. Dans ce dernier cas, elles sont naturellement plus ou moins séparées par le tissu conjonctif et les vaisseaux ; et l'on peut voir qu'elles se poursuivent partout les unes avec les autres pour former un rets dont on ne voit pas la fin. Mais ici, elles sont rassemblées et tenues solidement jointives entre elles dans les travées, telles que seraient les cordes d'un filet qu'on aurait enroulé sur lui-même après l'avoir encollé. On ne pourrait évidemment s'édifier en ce cas sur l'ordonnance ou non des cordes en un rets continu de mailles, que si on parvenait à dissoudre l'encollage et à déployer le filet. Ou bien il faudrait dissocier laborieusement. On

(1) Gastaldi (1862), en employant la même méthode que Weismann, conclut aussi que dans le myocarde des Mammifères et des Oiseaux, les fibres rameuses conservent leur structure cellulaire initiale (mise en série de cellules courtes soudées par un ciment) encore quelque temps après la période postfœtale. Pour lui, les fibres rameuses du myocarde des Oiseaux adultes, en particulier du Pigeon, ne seraient pas dues à la fusion, mais à la croissance des cellules musculaires.

obtiendrait alors ce que les dissociations ont montré dans le myocarde des Vertébrés inférieurs : de courtes cordes rectilignes ou des éléments plus ou moins étendus de réseau ; ceci au hasard des ruptures opérées par le fait de la dissociation.

Substance unissant les fibres dans les travées myocardiques des Vertébrés inférieurs.

La substance unissante particulière qui soude solidement entre eux les éléments musculaires des travées du myocarde des Vertébrés inférieurs se comporte, à l'égard de certains réactifs et en particulier de l'acide azotique dilué, à peu près de la même façon que celle qui unit entre elles les fibres cellules dans les plans de muscles lisses. Elle s'y dissout plus ou moins, et en tout cas elle s'y ramollit de manière à rendre possible la dissociation, mais toutefois pas assez complètement pour éviter des ruptures. Elle se comporte de la même façon en présence des solutions fortes (35 à 40 p. 100) de potasse et de soude, et aussi de l'alcool dilué au tiers. Nous reviendrons sur cette substance à propos du tissu conjonctif du myocarde et nous essaierons de dégager sa signification histologique. — Quelle que soit d'ailleurs cette dernière, nous pouvons dès à présent émettre les propositions suivantes :

Caractères particuliers aux branches rompues des fibres myocardiques.

1° L'absence du trait scalariforme sur le travers de toutes les fibres myocardiques de Vertébrés inférieurs qu'on peut dégager par la dissociation sur une certaine étendue, permet de conclure que lorsqu'on verra une extrémité d'une fibre cardiaque de ces animaux se terminer par une disposition en escalier, il ne s'agira plus de la limite naturelle de son territoire cellulaire, comme on avait pu le préjuger d'après les fibres myocardiques des Mammifères où l'on constate l'existence du trait d'Eberth. On aura au contraire affaire à un point de rupture. Et l'on conclura que la fibre a été mécaniquement cassée par son travers : — les divers cylindres contractiles ayant été étirés inégalement et s'étant brisés à hauteurs diverses, c'est-à-dire en escalier.

Extrémités naturelles des branches musculaires.

2° Tout au contraire, une branche de fibre myocardique plus ou moins rameuse qui, à côté des autres rompues et terminées en escalier, finira par une extrémité atténuée, ou conique, telle qu'on en voit aux extrémités des fibres musculaires des muscles fasciculés, ou à celles des fibres cardiaques engagées dans les tendons valvulaires ou les anneaux fibreux orificiels, — une telle branche répondra à une extrémité terminale et naturelle de la fibre cardiaque considérée (*fig. 4*).

C'est sur ces données que Marceau (1902, 1903-*b*) a repris récemment l'étude des fibres myocardiques des Vertébrés inférieurs (1). Il

(1) Les recherches de Marceau ont porté sur un Cyclostome (*Petromyzon marinus*), la Truite (*Trutta fario*), la Grenouille (*R. esculenta*), la Couleuvre vipérine (*Tropidonotus viperinus*), le Lézard, la Tortue (*Testudo tabulata*), l'Alligator (*A. lucius*).

l'a poursuivie avec beaucoup de soin et de méthode, et il a pu mettre

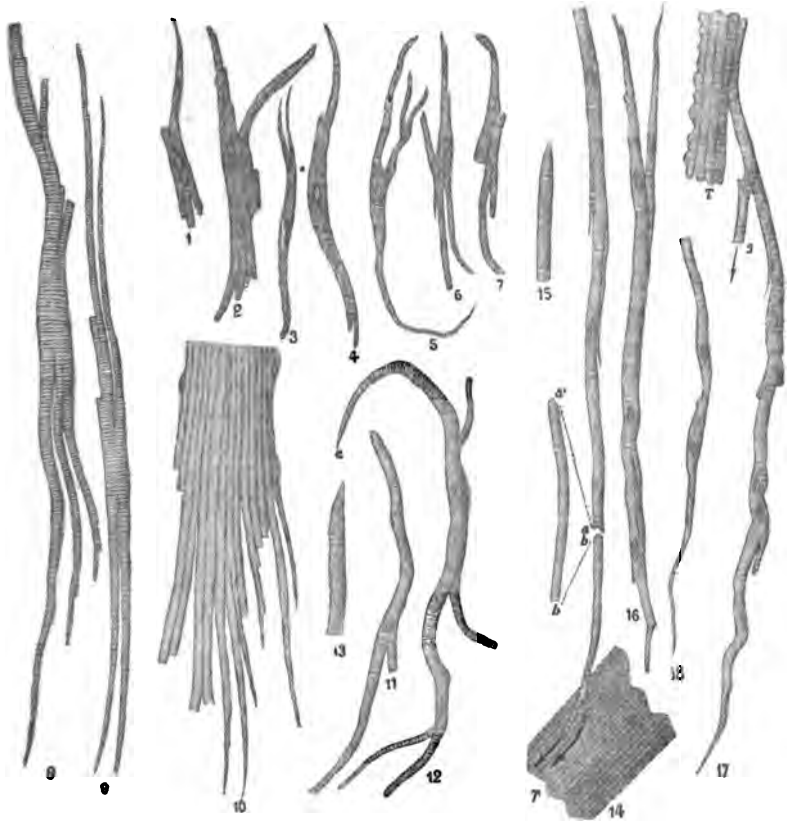


Fig. 4.— Fibres myocardiques des Amammaliens, d'après Marceau (1903-*b*).

1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7. Fibres myocardiques de *Lacerta muralis*, isolées par la solution de potasse (cellules cardiaques des auteurs). Les branches de ces segments cellulaires sont pour la plupart terminées par des traits de rupture en profil d'escalier; quelques-unes seulement finissent par des extrémités effilées (branches aveugles de Marceau).

8, 9. Fibres myocardiques du même animal, isolées après une macération de quatre jours dans l'acide azotique à 20 p. 100; — 10, portion d'une travée musculaire rompue pendant la dissociation. On voit les noyaux de l'endothélium endocardique de profil sur les côtés de la travée.

11, 12, 13. Fragments de fibres musculaires cardiaques de la Couleuvre vipérine (*Tropidonotus viperinus*) isolées par la solution de potasse;— 12, en *e*, une branche terminée par une extrémité libre; — 12, 13, branches terminées par des extrémités coniques, légèrement émoussées; — 14, fragment de fibre musculaire détachée d'une travée *T* (acide azotique à 20 p. 100, pendant 4 jours). Ce fragment, muni de deux noyaux, est très long, bien que son extrémité libre soit rompue; aussi la portion comprise entre les points *a* et *b* a été représentée en *aa ba*; — 15, extrémite conique d'une fibre isolée par le même procédé.

16, 17, 18. Fragments de fibres myocardiques de la Truite (acide azotique à 20 p. 100 pendant 4 jours). Elles présentent des branches rompues et d'autres terminées par des extrémités libres.

en évidence un fait nouveau. C'est à savoir que, sur les segments musculaires mis en liberté par la dissociation ménagée, faite après

l'action plus ou moins prolongée de l'acide azotique dilué à 20 p. 100, on dégage des branches qui se terminent par une extrémité libre parmi d'autres qui finissent par une extrémité rompue en escalier. Il les appelle des *branches aveugles;* ce sont des branches terminales (*fig. 4*). Nous reproduirons intégralement ici les conclusions de MARCEAU, parce qu'elles éclairent vivement la question et la mettent à son point actuel.

Branches aveugles de MARCEAU.

« Étant donné, d'une part : 1° L'impossibilité d'isoler, par diverses méthodes, des fibres musculaires simples ou rameuses terminées de toutes parts par des extrémités naturelles effilées régulièrement, ou coniques à pointes plus ou moins émoussées ;

« 2° L'existence constante, sur les fragments de ces fibres, de biseaux et de dentelures indiquant leur rupture ou celle d'anastomoses latérales très obliques qu'elles reçoivent ou qu'elles envoient ; alors que par l'emploi des mêmes méthodes on obtient, avec la plus grande facilité, l'isolement de fibres musculaires volontaires à extrémités naturelles coniques ;

« Étant donné d'autre part la *continuité apparente absolue* des fibrilles ou au moins des faisceaux qu'elles constituent par leurs groupements, dans toute l'étendue des travées musculaires ; que ces travées restent simples, s'anastomosent, ou se bifurquent, sauf dans le cas où les fibres, d'un diamètre notable, se terminent librement par des extrémités coniques à pointe arrondie (*Tropidonotus viperinus*), — nous croyons que les travées, ou les parois compactes du cœur des Vertébrés inférieurs, sont constituées par des faisceaux de fibres plus ou moins allongées et disposées parallèlement, mais émettant des branches très obliques plus ou moins nombreuses, dont les unes s'anastomosent avec des fibres voisines, et dont les autres se terminent librement par des extrémités longuement effilées ou un peu obtuses. Ces fibres, après un parcours plus ou moins long, se terminent elles-mêmes par des extrémités effilées ou obtuses, cédant ainsi le pas à d'autres fibres ou bien s'anastomosant avec des branches issues de fibres voisines et continuent leur chemin dans la même direction (*fig. 5*). Lorsque les extrémités effilées, terminées librement, sont nombreuses, elles sont placées côte à côte en se dépassant réciproquement à la façon des fibres du bois. Les fibrilles qu'elles renferment sont situées exactement dans le prolongement les unes des autres, ce qui fait qu'à l'examen des coupes longitudinales des travées, elles paraissent absolument continues dans toute l'étendue de celles-ci. S'il en était autrement, en effet, les limites de ces extrémités effilées apparaîtraient dans les coupes

longitudinales, les fibrilles étant en discordance au niveau de leur surface, ce qui n'arrive jamais. En d'autres termes et pour résumer, disons que *les travées et la paroi compacte du muscle cardiaque des Vertébrés inférieurs sont constituées par des fibres musculaires d'un faible diamètre, anastomosées en un réseau très compliqué à mailles allongées, mais qui est hérissé de branches aveugles plus ou moins nombreuses, de forme et de longueur variées.*

Rapports des branches anastomotiques et des branches aveugles dans le rets myocardique.

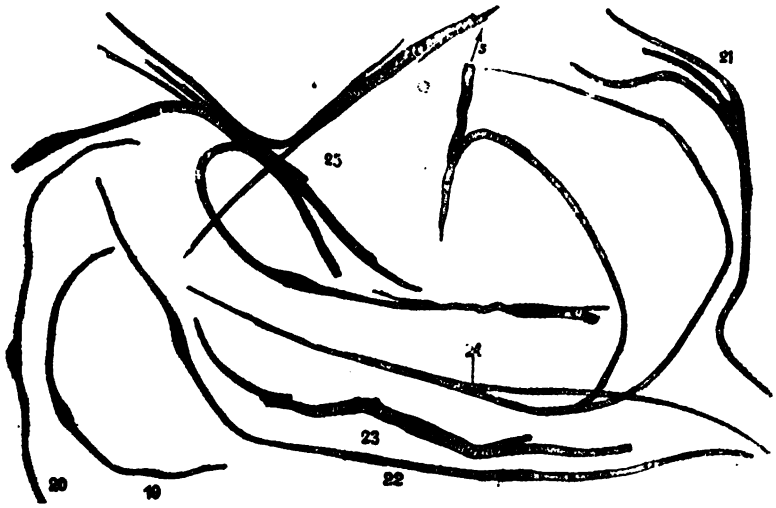


Fig. 5. — Fragments de travées musculaires isolées à l'aide de la solution concentrée de potasse caustique, sur le myocarde de la Grenouille.

19 et 20, Cellules musculaires fusiformes, terminées par des extrémités tronquées (indice d'une rupture artificielle); — 21, cellules rameuses dont l'extrémité inférieure seule est effilée régulièrement; — 22, deux cellules fusiformes, unies par une extrémité très effilée et qui se rompt généralement: ce qui fait qu'on observe souvent dans les dissociations des cellules fusiformes en apparence isolées; — 23, fragment uninucléé, présentant de nombreuses traces de ruptures artificielles; — 24, prolongement très étendu, non nucléé, issu d'une fibre *s* se perdant dans une travée non dissociée. Il présente deux branches *aveugles*; — 25, fragment de travee, constitué par un réseau compliqué de fibres, et présentant néanmoins de nombreuses traces de rupture artificielle.

Cette figure est empruntée à Marceau (1903-*b*, pl. X).

« Nombreuses chez les Poissons, les Batraciens, les Sauriens et les Ophidiens, ces branches aveugles sont au contraire très rares chez les Chéloniens et les Crocodiliens. Si, par la pensée, on supposait la travée distendue latéralement par une injection interstitielle de liquide séparant ses fibres constitutives sans les rompre, elle présenterait une

disposition assez analogue à celle du réseau de cellules laticifères des Composées liguliflores (1) ».

Marceau a pu voir, en outre, que les travées myocardiques constituées chacune par un rets de fibres tel qu'il vient d'être dit, et individualisées chacune par une formation connective plus ou moins développée, s'anastomosent entre elles à la façon des fibres elles-mêmes dans chaque travée. Et elles se terminent en fin de compte toutes soit à la base du bulbe artériel, soit aux anneaux fibreux des orifices auriculo-ventriculaires. Là, elles prennent fin par des extrémités coniques à pointe émoussée, telles que les a figurées von Ebner pour les fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs. De plus, chez certains animaux tels que les Couleuvres, fréquemment quelques travées se terminent aussi par des extrémités coniques dans la paroi ventriculaire même (*fig. 6,-14*). Ce même mode de terminaison interstitielle devient beaucoup plus rare chez les Chéloniens, où Marceau n'a pu l'observer qu'une seule fois (*Testudo tabulata*).

Terminaisons des travées musculaires.

Les faits énoncés par Marceau sont très intéressants et l'un d'eux nous semble nouveau : c'est l'existence de ce qu'il appelle les « branches aveugles ». Ces branches, émises par les fibres anastomotiques sur leur parcours et dans les intervalles de leurs anastomoses, se terminent dans les écarts mêmes de ces fibres, librement, par des extrémités naturelles coniques ou effilées. Ce sont des *branches collatérales libres* et qu'on pourrait, de prime abord, considérer comme *flottantes*. En effet, leurs extrémités libres ne s'insèrent, en apparence, à rien.

Connexions des branches aveugles avec le tissu de soutien du myocarde.

Ceci soulève une réelle difficulté. Tous les histologistes qui se sont occupés analytiquement du tissu musculaire strié savent en effet que, pour qu'une fibre musculaire puisse non seulement fonctionner mais encore continuer à vivre, il est indispensable que toutes ses extrémités, — s'il s'agit d'une fibre rameuse telle que celles notamment qu'on rencontre dans la langue ou dans la membrane rétrolinguale de la Grenouille (Ranvier), — soient et demeurent *insérées*. Marceau n'indique pour ses « branches aveugles » aucun dispositif d'insertion. Ce dispositif reste en effet à déterminer. Provisoirement, on pourrait cependant fournir une explication. Elle consisterait à admettre que la substance tenace qui unit et sépare, dans le myocarde des Vertébrés inférieurs, les fibres musculaires rameuses et fait obstacle à leur facile dissociation, peut également donner un appui suffisamment solide aux extrémités libres des branches aveugles pour que celles-ci

(1) Marceau (1903-*b*). Thèse de la Faculté des sciences de Paris, 18 décembre 1903, p. 247, 248.

puissent prendre sur elle une insertion effective permettant à leur contraction de s'opérer.

Les choses d'ailleurs ne se passent pas autrement, comme on le verra plus loin, dans les plans de fibres musculaires lisses, minces et dépourvus de tendons élastiques (artérioles, artères préterminales de

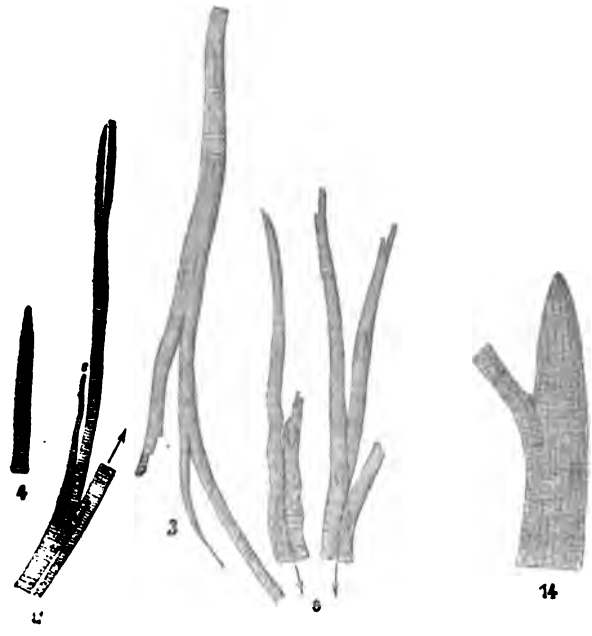


Fig. 6. — Fibres myocardiques de divers Amammaliens, portant des prolongements terminés par des extrémités naturelles. — Dissociation après l'action de l'acide azotique à 20 p. 100. — D'après Marceau (1903-*b*).

Alligator lucius. — 2, une fibre présentant des prolongements anastomotiques rompus et une branche terminale finissant par une extrémité naturelle et libre, *e*. — *Petromyzon marinus.* — 3, une fibre présentant, a côté de prolongements rompus artificiellement, une extrémité naturelle effilée régulièrement ; — 4, extrémité naturelle d'une autre fibre cardiaque du même animal. — *Testudo tabulata*, 6, fragment de fibres anastomosées isolées d'un cœur conservé dans l'alcool (les flèches indiquent que les parties inférieures de ces fibres se prolongeaient beaucoup. On peut observer une branche terminée par une extrémité naturelle ; — 14. terminaison naturelle au sein de la paroi musculaire cardiaque.

petit calibre). Une telle explication permettrait du reste de comprendre la portée d'un autre fait indiqué par Marceau, c'est à savoir que les « branches aveugles » deviennent très rares chez les Chéloniens et les Crocodiliens : c'est-à-dire chez les animaux où les travées du myocarde commencent à être pénétrées par le tissu conjonctif ordinaire. Dans les écarts des fibres musculaires occupées par un tel tissu, qui n'offre aucune résistance, les extrémités libres des branches aveu-

Absence des branches aveugles chez les Vertébrés supérieurs.

gles ne pourraient prendre un appui solide nulle part. Elles n'existent donc pas, tout comme elles n'existent pas chez les Mammifères et les Oiseaux. VON EBNER puis MARCEAU n'ont d'ailleurs trouvé d'extrémités naturelles de fibres cardiaques que chez le Poulet, MARCEAU aucune chez le Mouton. Il en conclut que « si les fibres cardiaques des Mammifères peuvent se terminer par des extrémités effilées au sein même de la musculature, le fait est très rare ». Nous irons plus loin en disant que, dans l'état actuel de nos connaissances, on ne comprendrait même pas comment il pourrait se produire.

En résumé, les fibres cardiaques se poursuivent, dans le myocarde de tous les Vertébrés, sous forme d'un *réseau continu*, qui constitue leur dispositif *essentiel et propre*. A part cela, quant à leur façon différentielle de se disposer dans le muscle cœur, on peut les catégoriser sous les chefs suivants :

Résumé :

1° Chez les Vertébrés inférieurs (Cyclostomes, Poissons, Batraciens, Ophidiens, Chéloniens, Lacertiens, Sauriens), la musculature cardiaque est constituée par des travées plus ou moins épaisses, chacune individualisée par une formation variablement importante de tissu conjonctif. Les travées sont anastomotiques les unes des autres par une série de bifurcations successives, et interceptent elles-mêmes un rets. Là où ces travées sont plus ou moins libres, leur entremêlement forme une assise d'apparence spongieuse, d'épaisseur variable et répondant aux diverses cavités cardiaques. Là où les travées sont individuellement indistinctes, parce qu'elles sont massées les unes contre les autres (paroi des ventricules, plans myocardiques voisins du péricarde), la musculature cardiaque prend une apparence compacte. Entre les deux états, il y a, suivant les espèces, des intermédiaires variables.

Vertébrés inférieurs.

Mais dans les travées rameuses et anastomotiques continûment les unes des autres dont nous venons de parler, prennent place les véritables fibres cardiaques, elles aussi ramifiées et formant un rets continu entre elles au sein de chaque travée, et de travée en travée jusqu'à leur terminaison par des extrémités libres qui les résument à la base du bulbe artériel ou sur les anneaux fibreux des orifices auriculo-ventriculaires (*fig. 7*). Seulement, *le réseau des fibres musculaires occupant les travées n'y existe pas avec ses mailles déployées*. Les fibres musculaires, bien que rameuses, y prennent place rapprochées et sans écarts, à la façon des mailles d'un filet qu'on aurait étroitement replié et serré. Les intervalles étroits et pour ainsi dire virtuels des fibres musculaires sont occupés par une substance molle, ductile mais tenace qui, sans mettre obstacle à leur contractilité, les unit, les soutient et les tient en

Le réseau des fibres cardiaques ; ses mailles déployées au sein des travées du myocarde.

place solidement, quand bien même il s'agirait de branches aveugles de Marceau. Le tissu conjonctif ordinaire ne prendrait aucune part à la constitution de ce milieu ; de plus, les vaisseaux sanguins n'y pénètrent pas, sinon exceptionnellement chez quelques espèces (1).

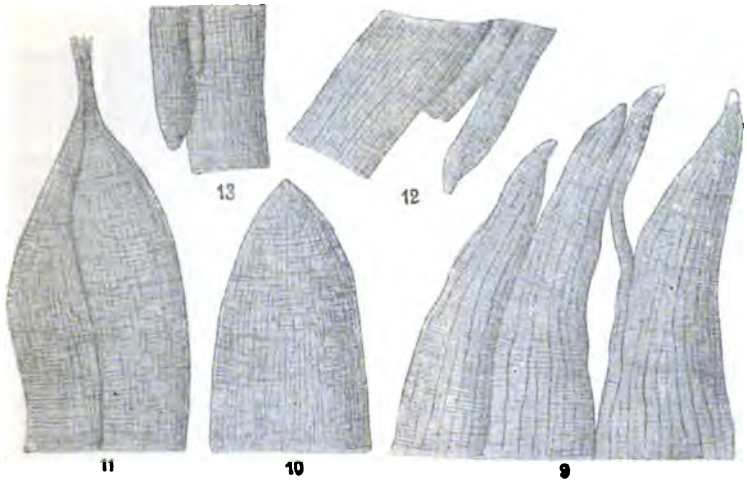


Fig. 7. — Extrémités naturelles des travées musculaires cardiaques au niveau de l'anneau fibreux auriculo-ventriculaire ou de la base du bulbe aortique, isolées à l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100.— D'après Marceau, (1903-*b*.)

9, Couleuvre vipérine ; — 10, Truite ; — 11, Grenouille.

Extrémités naturelles des travées musculaires au sein même de la paroi cardiaque (même procédé de dissociation).

12, Couleuvre vipérine ; — 13, Couleuvre verte et jaune.

Myocarde des Oiseaux.

2° Chez les Oiseaux, les fibres musculaires rameuses ont partout leurs mailles déployées, tant dans les travées de la partie spongieuse du myocarde que dans la portion compacte de ce dernier. Les mailles sont étroites entre les fibres qui, de leur côté, sont grêles. Elles sont allongées, occupées presque entièrement par les capillaires sanguins qui sont très nombreux, et ont amené avec eux un fin tissu conjonctif qui tient peu de place. C'est ici l'irrigation sanguine qui prend le développement majeur. Les fibres musculaires acquièrent ainsi des surfaces

(1) Marceau (1903-*b*) en signale quelques-uns à l'intérieur des travées chez les Chéloniens (Tortue grecque) et chez les grands Sauriens. Il en figure un, semble-t-il, à l'intérieur d'une travée chez la Couleuvre vipérine (Pl. 15, fig. 6).

d'échange avec les vaisseaux très multipliées, en rapport avec leur fonctionalité active bien que, comme on le verra dans le paragraphe suivant, leur dispositif contractile soit souvent aussi réduit que chez les Vertébrés à sang froid.

Myocarde des Oiseaux.

3° Chez les Mammifères et chez l'Homme, les mailles des réseaux

Fig. 8.— Schéma des fibres musculaires cardiaques, dans lequel on admet encore que les traits scalariformes répondent à des lignes de ciment intercellulaire.

Les anastomoses latérales larges des fibres sont exactement représentées.

La conception de segments cellulaires réguliers, et d'un trajet individualisé de longues fibres est considéré par MARTIN-HEIDENHAIN (1901) comme inexacte.

Fig. 9.— Schéma normal de la musculature cardiaque, montrant les caractères véritables des fibres, d'après MARTIN-HEIDENHAIN (1901).

musculaires sont devenues beaucoup plus larges que chez les Oiseaux, et renferment partout, outre les vaisseaux sanguins, une proportion variable, mais toujours forte, de tissu conjonctif délicat.

L'ordonnance générale du réseau de fibres rameuses, ici réunies en faisceaux distincts par la formation fasciculante du tissu connectif, paraît bien, comme l'a indiqué M. HEIDENHAIN (1901), commandée par la direction des fentes connectivo-vasculaires.

Dans sa dernière édition, Kœlliker (1902), qui admet encore l'existence de cellules cardiaques accolées en chaîne, considère les fibres musculaires interceptées par l'union de celles-ci comme se projetant de façon à poursuivre un trajet continu sur une longue étendue : les mailles résultant de ce que certaines cellules musculaires sont, sur le trajet des fibres, fusionnées latéralement avec celles de fibres voisines (*fig. 8*). Ceci, successivement dans tous les sens irrégulièrement. M. Heidenhain constate au contraire qu'aucune fibre musculaire du myocarde de l'Homme n'affecte une longue marche en droite ligne. Car les fentes qui séparent les fibres dans une coupe bien exactement longitudinale ne sont pas, en réalité, placées en longues séries les unes derrière les autres ; mais la fente qui en suit une autre est située toujours latéralement par rapport au prolongement idéal de celle-ci.

Il résulte de cette disposition (*fig. 9*) la formation d'un véritable plexus. Les fibres musculaires que, sur une coupe transversale, on trouve limitées par un bord arrondi — celles donc qui apparaissent comme complètement individualisées — n'ont en somme qu'un trajet très court. Elles se divisent rapidement, s'associant aux branches semblables de fibres voisines pour former de nouvelles fibres qui au bout d'un court trajet se diviseront de même. — Et ainsi de suite. Bref, c'est bien ici la constitution d'*un filet continu, dont on imaginerait les mailles se poursuivant dans les trois dimensions de l'espace*. Et telle est la formule que nous adopterons en effet.

§ 2. — Étude histologique des fibres musculaires cardiaques.

Bien que leur disposition en réseau continu soit constante dans le myocarde de tous les Vertébrés, les fibres myocardiques rameuses affectent une constitution histologique très différente suivant qu'il s'agit d'un Vertébré à sang froid, d'un Oiseau, ou d'un Mammifère ou de l'Homme. Cette constitution est celle d'une fibre musculaire embryonnaire ou fœtale chez tous les Vertébrés inférieurs et chez la plupart des Oiseaux. Chez les Mammifères, elle se rapproche, au contraire, beaucoup de celle qu'on rencontre dans les muscles fasciculés ordinaires, la disposition rameuse mise à part.

Constitution histologique variable des fibres myocardiques dans la série.

Vertébrés inférieurs. — C'est à Marceau (1903-*b*) que revient le mérite d'une description suffisamment complète de ces fibres

chez les Vertébrés à sang froid. Elles y sont en majorité de petit diamètre, et toutes essentiellement constituées de la même façon. L'axe de chaque fibre est formé par un cylindre de protoplasma renfermant les noyaux. Le cylindre protoplasmique est revêtu, sur sa marge, d'une écorce de substance contractile striée, constituée le plus souvent par un seul rang de faisceaux fibrillaires délicats, qui en section transversale apparaissent sur tout le pourtour de la fibre comme un rang de perles. Chez certaines espèces, concentriquement à la rangée marginale de faisceaux fibrillaires, on en voit se succéder une ou deux et même trois autres (1). Les faisceaux fibrillaires sont disposés dans ces rangées internes sans ordre apparent au sein du protoplasma. Ce dernier arrive de la sorte, dans les intervalles des faisceaux fibrillaires, jusqu'à la rangée marginale régulière ; et il paraît englober celle-ci d'une mince pellicule condensée et hyaline, mais non différenciée en exoplasme vrai, histochimiquement distinctible. MARCEAU n'a rencontré cette disposition exoplastique que chez un Crocodile de grande taille, dont le myocarde était déjà pénétré par le tissu conjonctif et les vaisseaux sanguins.

Vertébrés à sang froid.

Disposition marginale des faisceaux fibrillaires.

La fibre myocardique des Vertébrés à sang froid (*fig. 10*) est donc une formation cellulaire *nue*, tout comme l'est une fibre musculaire lisse. C'est aussi probablement là pourquoi cette fibre, coupée en travers, montre souvent des contours indistincts au sein de la substance fondamentale qui, dans l'épaisseur des travées, unit et sépare les fibres myocardiques étroitement rapprochées les unes des autres.

La fibre myocardique est nue.

Exactement comme dans les fibres des muscles ordinaires en voie de développement (qui sont elles aussi dépourvues de toute trace d'un sarcolemme quelconque) le *cylindre protoplasmique* (2) qui forme le corps de la fibre est délicat, à peine granuleux quand on a fait une bonne fixation. Il est semi-liquide et se rétracte en vacuolant très

(1) D'après MARCEAU, 1903-c, p. 235-257), l'écorce contractile est formée d'*une seule assise* de faisceaux fibrillaires (fibrilles des auteurs) chez les Cyclostomes (sauf rare exception), les Sélaciens, certains Téléostéens, certains Reptiles (ex. la Couleuvre vipérine). Il existe *une ou deux assises* chez les Téléostéens, les Batraciens, les Sauriens, les Lacertiens et les Ophidiens, ainsi que chez les Crocodiles (de grande taille même : 8 m. 50 de long). Chez les Chéloniens, il y a *deux ou plusieurs assises*. A ce même point de vue, les fibres des Chéloniens et des Crocodiliens ont beaucoup d'analogie avec celles de l'Echidné. Les fibres cardiaques des Monotrèmes réalisent ainsi des formes intermédiaires entre celles des Oiseaux et celles des Mammifères, tout comme celles des Chéloniens et des Crocodiliens sont intermédiaires à celles des Vertébrés inférieurs et des Oiseaux.

(2) Les auteurs donnent communément le nom de *sarcoplasma* au protoplasma des fibres musculaires. Ceci n'a du reste aucune importance, du moins différentielle avec le protoplasma considéré en général : sinon que le mot sarcoplasme indique d'emblée qu'il s'agit du protoplasma des fibres musculaires, et non d'un autre. Nous proposerons plus loin de donner à ce terme un sens spécial et défini.

facilement. C'est là une autre raison de la facile déformation des fibres, qui prennent souvent de ce chef une configuration extrêmement bizarre au sein des travées, sur les coupes transversales de celles-ci. C'en est une aussi de ce fait que, sur les coupes longitudinales, on voit bien les faisceaux fibrillaires de l'écorce contractile se poursuivre tout du long *sans aucune discontinuité*, mais qu'en revanche il est très souvent impossible de reconnaître les limites individuelles des fibres myocardiques elles-mêmes, étroitement serrées les unes contre les autres dans la travée.

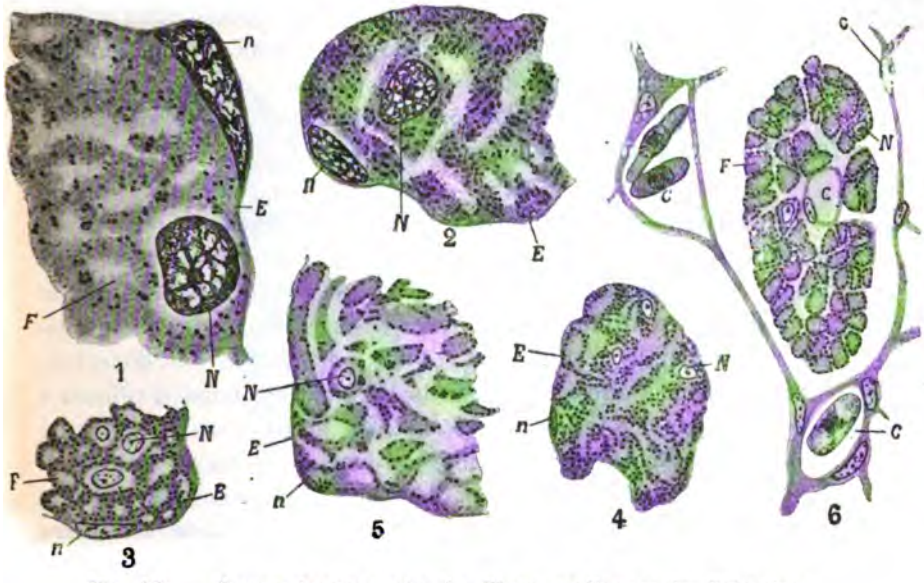


Fig. 10. — Coupes transversales des fibres cardiaques des Batraciens et des Reptiles (d'après MARCEAU 1903-*b*).

1, 2, 3, fragments de travées musculaires du cœur du Protée (1) de l'Axolotl (2) et de la Grenouille (3)
4, Travée musculaire du Lézard gris des murailles (*L. Muralis*), — 5, de l'Orvet (*Anguis fragilis*).
6, Faisceau de fibres musculaires de la région compacte de la paroi ventriculaire, chez la Couleuvre vipérine. Le faisceau est entouré par une mince couche de tissu connectif et contient un capillaire. Les fibres sont bien individualisées, et formées d'un axe protoplasmique entouré d'une assise marginale unique de faisceaux fibrillaires.
F, coupes transversales des fibres ; — *N*, leurs noyaux : — *n*, noyaux de l'endocarde ; — *C*, capillaires sanguins ; — *E*, endocarde ; — *c*, cellules conjonctives.

Les noyaux des fibres myocardiques sont axiaux.

Les *noyaux*, tout comme ceux des fibres musculaires ordinaires embryonnaires ou fœtales, sont toujours *axiaux*. Ils se succèdent à intervalles non régulièrement équidistants sur le trajet du cylindre protoplasmique central, dans lequel ils sont plongés. Ils offrent les mêmes caractères que ceux des fibres cardiaques des Oiseaux et des

Mammifères, que nous étudierons plus loin. Leurs dimensions varient avec les espèces. Très volumineux chez les Cyclostomes, les Sélaciens, la Salamandre, l'Axolotl et le Protée, dont les fibres myocardiques ont une écorce contractile mince, ils sont plutôt petits chez les animaux où cette écorce contractile est plus développée (Téléostéens, Grenouilles, Reptiles). Leur taille serait donc proportionnelle à l'abondance du protoplasma dans la fibre myocardique (Marceau). D'après le même auteur, leur forme est aussi d'autant plus allongée que les fibres musculaires sont plus grêles.

La fibre myocardique des Vertébrés à sang froid est restée embryonnaire.

La fibre myocardique, dans les trois premières classes d'animaux vertébrés complètement développés et adultes, n'est autre chose qu'une fibre musculaire striée fixée dans le stade embryonnaire et fonctionnant indéfiniment comme telle. Il convient d'ajouter que ses échanges nutritifs s'exécutent à distance des vaisseaux sanguins et par l'intermédiaire d'une substance unissante continue.

Les fibres myocardiques des Oiseaux sont toujours individualisées dans le myocarde.

Oiseaux. — Les fibres myocardiques rameuses des divers oiseaux, dont les écarts sont occupés régulièrement par le tissu conjonctif et les vaisseaux, diffèrent de celles des Vertébrés à sang froid en ce qu'elles sont toujours distinctes les unes des autres et non plus rassemblées jointivement. Leurs sections transversales sont donc toujours exactement circonscrites par un trait net, répondant d'ailleurs à ce que, depuis les recherches récentes de M. Heidenhain (1901) on appelle le « sarcolemme » des fibres cardiaques (Marceau, 1903).

Protoplasma et noyaux.

En dehors de là, ces fibres ont la même constitution histologique que celles des Vertébrés à sang froid dont le myocarde est formé d'éléments déjà bien différenciés (Couleuvre vipérine, Crocodiles, Tortues (*T. tabulata*) ; mais leur diamètre est en général légèrement supérieur. Le cylindre protoplasmique axial, qui renferme les noyaux allongés se succédant de distance en distance ou parfois couplés, forme tout du long de la fibre une colonne à section régulière et qui d'ailleurs détermine, tout comme chez les Vertébrés inférieurs, le diamètre de cette fibre elle-même ; car son travers peut atteindre la moitié du diamètre total (Marceau), ou même le dépasser (*Poulet, Dindon, Martinet noir des murailles* ; voy. à cet égard les figures de Marceau) (*fig. 11*). Outre les noyaux, ce protoplasma, délicat et légèrement grenu, renferme des granulations pigmentaires, plus ou moins nombreuses et de même nature que celles qu'on rencontrera toujours chez les Mammifères.

L'écorce contractile est encore disposée sensiblement comme chez les Vertébrés à sang froid. Les faisceaux fibrillaires, répondant à de

minces cylindres primitifs de Leydig (colonnettes musculaires) forment une rangée marginale régulière, constante, ici doublée immédiatement par l'exoplasme sarcolemmique, à la périphérie de chaque fibre. Mais cette rangée est moins souvent unique que chez les Vertébrés à sang froid. Même chez les Oiseaux tels que le Poulet, le Dindon jeunes adultes, où l'écorce se réduit à la rangée marginale dans beaucoup ou même la plupart des fibres, on trouve d'autres fibres montrant des faisceaux fibrillaires engagés dans le cylindre protoplasmique axial. Leur nombre augmente aussi avec l'âge ; chez une Poule de trois ans, ces faisceaux intérieurs à la rangée marginale sont devenus extrêmement nombreux.

l'Écorce contractile. Elle s'accroit avec l'âge.

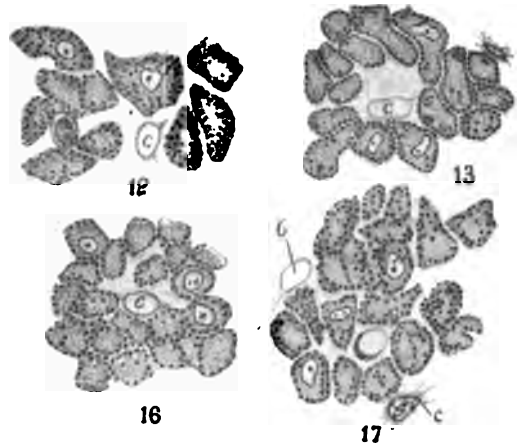


Fig. 11. — Fibres myocardiques des Oiseaux (Fixation au liquide de Zenker, hématoxyline ferrique). D'après Marceau (1903-*b*).

12, Fibres myocardiques du Canard ; — 13, du Dindon ; — 16, du Poulet ; — 17, de la vieille Poule (3 ans) : — *c*, *c*, *c*, vaisseaux capillaires sanguins.

Chez certains Oiseaux (exemples : *Oie*, *Martinet noir des murailles*) ils semblent se disposer en feuillets formés d'une seule assise qui, dans les coupes transversales, ont l'aspect de lignes radiales composées de points. Chez d'autres enfin, tels que la Perruche de Madagascar, ils sont devenus très nombreux et sensiblement disposés sans ordre au sein du protoplasma (Marceau). Ce dernier, par le fait, commence dès lors à se subdiviser assez nettement en un cylindre étroit de *protoplasma axial* qui se renfle au niveau des noyaux successifs, et en un protoplasma plus condensé, tenace, clair et hyalin, occupant jusqu'à la surface (limitée par l'exoplasme) les interlignes des faisceaux fibrillaires soit isolés, soit réunis en éléments de feuillets. Ceci répond à la

Distinction entre le protoplasma et le sarcoplasma.

différenciation de ce qu'on a appelé le *protoplasma intercontractile* (J. Renaut, 1893). C'est à cette variété du protoplasma de la cellule évoluée en fibre musculaire que conviendrait plus particulièrement, il nous semble, le nom de « sarcoplasma » : puisqu'elle répond en réalité au protoplasma modifié spécialement pour servir de milieu, de substance unissante et de voie d'échange à l'élément essentiel de la chair musculaire — c'est-à-dire aux formations individualisées de substance contractile. Aussi, nous le désignerons désormais ainsi.

La fibre myocardique des Oiseaux s'est fixée au stade fœtal.

En résumé, la fibre cardiaque rameuse des Oiseaux est une fibre musculaire déjà exactement individualisée, limitée par un exoplasme différencié, en dehors de là arrêtée dans son développement à un stade fœtal déjà avancé. Elle fonctionne activement d'ailleurs en cet état grâce à la petitesse de ses dimensions, qui multiplie ses surfaces d'échange avec les capillaires extrêmement nombreux occupant les écarts interceptés par ses bifurcations. Tous ces écarts sont longuement longitudinaux, et les capillaires qu'ils renferment se poursuivent eux aussi dans un sens longitudinal prépondérant. Nombre d'entre ces capillaires, d'ailleurs, adhèrent sur tout leur parcours dans la fente à l'une des fibres musculaires adjacentes. Ils sont même parfois comme soudés, dit Marceau, à l'exoplasme (sarcolemme) de cette fibre. Celui-ci est très mince et réalise un dyaliseur délicat, éminemment donc favorable à la liberté et à la rapidité des échanges entre le sang circulant et la fibre myocardique.

Mammifères inférieurs et Mammifères supérieurs.

Fibres myocardiques des Mammifères et de l'Homme. — Les fibres myocardiques des Mammifères se distinguent entre toutes par leur volume, qui devient souvent voisin de celui des fibres des muscles fasciculés, et par le développement de leur substance contractile. Celle-ci prend progressivement une place plus considérable dans la constitution de la fibre, au fur et à mesure que l'on considère les termes successifs de la série à partir des Monotrèmes, des Marsupiaux et des Rongeurs (*fig. 12*). Chez les premiers, les fibres cardiaques ressemblent trait pour trait à celles des Oiseaux (ex. *Echidné*). Chez l'Homme, le Porc et surtout le Bœuf, le Cheval et le Chien, la substance contractile est en revanche à très peu près développée autant que dans les fibres des muscles ordinaires striés ; et elle fournit en coupes transversales des images très peu différentes.

Sens du perfectionnement.

Le type essentiel n'a cependant pas varié. Seulement, de la périphérie au centre de la tige rameuse de protoplasma, subdivisée un grand nombre de fois en branches d'inégale section — tige qui se poursuit en

tous sens, renferme les noyaux musculaires et constitue ainsi l'essentiel de la fibre myocardique, — la substance contractile s'est développée par assises concentriques successives, mais en ordre d'autant moins serré qu'elle s'approche de l'axe. Il en résulte une réduction progressive de la colonne de *protoplasma axial*. Celui-ci, toutefois, demeure invariablement constant et continu dans l'axe de la fibre rameuse. Quand celle-ci se divise et se subdivise, il se divise et se subdivise également pour filer dans l'axe des branches de bifurcation.

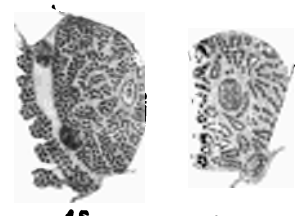


Fig. 12. — 15. Coupe transversale d'une fibre myocardique de la Souris ; 16. Coupe transversale d'une fibre myocardique d'un Didelphe (*Didelphys lanigera*).

Chez la Souris, les faisceaux fibrillaires, assez serrés les uns contre les autres, sont groupés en cylindres de Leydig de section irrégulière, souvent coalescents par leurs faces latérales.

Chez le *Didelphys lanigera*, les faisceaux fibrillaires sont groupés surtout en cylindres de Leydig creux et plats, ou en feuillets, au sein d'un sarcoplasma abondant.

D'après Marceau (1903-*b*).

Protoplasma axial continu.

Le protoplasma axial, granuleux très finement même quand il a été fixé net dans sa forme par les vapeurs d'acide osmique, renferme les noyaux qui, par suite, sont toujours intérieurs et axiaux. Au niveau de chacun d'eux ou de leurs groupes, lorsqu'ils sont couplés, il se renfle et dessine un ventre fusiforme. Et il se poursuit dans l'intervalle des noyaux successifs, progressivement parfois atténué entre eux en une tige filiforme (exemple : *Bœuf*, *Cheval*). Sur une coupe transversale des fibres cardiaques, sa section est, par suite, de diamètres très variables. Elle est large autour des noyaux et les enveloppe entièrement d'une zone annulaire ; elle est petite et parfois réduite à une petite tache grenue quand la section a intéressé la fibre loin du ou des noyaux. Il en résulte, sur les coupes longitudinales bien orientées des fibres, ou mieux, quand on suit la marche du protoplasma axial sur des réseaux de fibres sous-endocardiquées étalés à plat, une succession de *fuseaux* et de *fils* protoplasmiques continus entre eux, mais alternatifs dans l'axe des fibres.

Granulations pigmentaires.

Dans ce protoplasma axial, variablement répandu et abondant d'après l'âge et les espèces de Mammifères, prennent place les *granulations pigmentaires* bien connues. Elles sont régulièrement sphériques, inégales, très réfringentes, et naturellement d'une couleur jaune d'ambre. Elles ne se colorent pas en noir par l'acide osmique et ne sont pas solubles dans l'éther, ni dans aucun des dissolvants des

graisses ; on comprend donc difficilement que Maas les considère comme de nature graisseuse. Ce fut du reste pendant longtemps l'opinion courante parmi les anatomopathologistes qui, de leur existence et surtout de leur abondance dans un myocarde, concluaient à la « dégénérescence graisseuse » de celui-ci. Cette manière de voir a été à juste titre combattue par Ranvier (1880) et par l'un de nous (J. Renaut, 1893) ; elle n'a pas été cependant abandonnée par tous les médecins.

Il importe donc d'insister une fois de plus sur ces granulations et de mettre en évidence leur caractère essentiellement pigmentaire. Il s'agit ici d'un produit de ségrégation du protoplasma axial des fibres cardiaques des Mammifères et des Oiseaux. Il est difficile de dire s'il existe un rapport quelconque entre elles et les granulations basophiles indiquées par M. Heidenhain dans le protoplasma axial des fibres cardiaques des Tritons : en tout cas, elles se teignent électivement en bleu noir très foncé par l'hématoxyline ferrique, ce qui n'arrive pas pour les granulations de nature lipoïde. Elles sont certainement un résultat relativement tardif du fonctionnement nutritif des fibres cardiaques ; en effet, on ne les trouve pas chez les très jeunes animaux. Chez l'Homme, elles commencent à apparaître vers la dixième année. Vers la vingtième, elles sont souvent encore très peu nombreuses et de petit volume au sein des fuseaux protoplasmiques circumnucléaires. Avec les progrès de l'âge, leur nombre et leur grosseur augmentent régulièrement. Enfin chez le vieillard, (surtout dans les cœurs ayant subi des atteintes réitérées ou prolongées), on les voit réellement encombrer les fuseaux circumnucléaires, ainsi que les tiges internucléaires du protoplasma axial. Assez souvent même, elles apparaissent, rangées en séries dans les interlignes des cylindres primitifs, c'est-à-dire dans les lames du sarcoplasma intercontractile et parfois jusqu'au voisinage de la surface (J. Renaut, 1893).

Époque d'apparition des granulations pigmentaires.

Signification des granulations pigmentaires.

Il semble donc qu'il s'agit là d'une *surcharge* du protoplasma nutritif, poussée parfois jusqu'à l'envahissement du protoplasma différencié ou sarcoplasma intercontractile, bien plus que d'une formation ayant une importance fonctionnelle essentielle comme l'avait supposé von Ebner. Nous n'avons évidemment pas affaire ici à des grains de ségrégation destinés, une fois formés, à être redissous et repris ensuite par la substance contractile : puisqu'on n'a jamais observé, pour les grains pigmentaires, de mouvement de formation suivi d'une disparition, puis d'une reformation de ces mêmes

grains, etc.... ainsi qu'on l'observe dans les cellules glandulaires. Il semble bien, au contraire, qu'on ait affaire à une charge résiduelle, liée au fonctionnement prolongé de la fibre cardiaque. La surcharge pigmentaire s'accroît progressivement avec la surcharge du travail du cœur. Quand elle est très marquée, elle s'accompagne d'un degré plus ou moins accusé de dissociation segmentaire. C'est là même ce qu'avait observé Eberth bien avant que nous eussions défini cette dernière lésion, alors qu'il vit que les traits scalariformes apparaissaient sans préparation dans certains cas d'*atrophie brune* du myocarde : — c'est-à-dire alors que la surcharge pigmentaire est constamment très accusée tout le long des fibres myocardiques.

Surcharge pigmentaire.

Ranvier (1880) a émis l'hypothèse que, de même que la plupart des pigments, celui-ci pourrait avoir une origine hémoglobique et provenir des déchets de la substance contractile. Il n'a pas cependant affirmé qu'il en soit effectivement ainsi comme on l'a compris quelquefois (voy. Marceau, 1903-*b*, p. 260). A vrai dire, tout ce qu'on peut actuellement spécifier, c'est que les, granulations pigmentaires sont des enclaves permanentes du protoplasma en corrélation avec le long fonctionnement, et — quand il y a réelle surcharge pigmentaire — avec le *surmenage* de la fibre myocardique. C'est dans ce cas qu'elles sont peut-être élaborées aussi par certaines portions du protoplasma intercontractile, ou du moins qu'elles s'y poursuivent.

Le *protoplasma intercontractile*, auquel nous proposerions de réserver le nom de *sarcoplasma*, n'est en somme que le prolongement du protoplasma axial. Il répond à la portion de ce dernier qui a été envahie par les éléments (faisceaux fibrillaires et cylindres primitifs de Leydig) de la substance contractile qui, peu à peu, s'est développée de la périphérie au centre de chaque fibre. Ce développement une fois achevé, le sarcoplasma règne entre les cylindres de Leydig, sous forme de lames de plus en plus minces, hyalines, qui s'anastomosent entre elles en délimitant des espaces cylindroïdes, où sont logés les fibrilles et groupes de fibrilles musculaires striées. Il s'irradie ainsi jusqu'à l'extrême périphérie de la fibre, noyant entièrement la substance contractile dans le système compliqué de ses feuillets, et en formant sur l'extrême marge une ligne continue (Ranvier, 1880. — Renaut, 1893). Sur les coupes transversales, on voit que les lames du sarcoplasma intercontractile dessinent entre les colonnettes musculaires un rets brillant, s'irradiant de la masse protoplasmique axiale sous forme de bandes qui deviennent de moins en moins granuleuses et de plus en plus étroites d'autant qu'elles sont plus périphériques.

Sarcoplasma ou protoplasma intercontractile.

Marceau a employé pour cette étude la fixation au liquide de Zenker, et la coloration de sections transversales très minces à l'hématoxyline ferrique, suivie ou non de colorations complémentaires variablement instructives. Les résultats qu'il a obtenus par cette méthode sont donc comparables entre eux ; c'est pourquoi c'est eux surtout que nous exposerons et discuterons ici.

Faisceaux fibrillaires.

a) L'hématoxyline ferrique marque, sur les coupes transversales, les éléments les plus petits de l'écorce contractile, par autant de petits points noirs arrondis et qui paraissent de prime abord homogènes ; c'est pourquoi on les appelle communément *fibrilles*. En réalité, il s'agit de *faisceaux fibrillaires*, c'est-à-dire groupant en une formation individualisée au milieu du reste un nombre variable de fibrilles élémentaires, comme nous le montrerons plus loin. En tout cas, on peut considérer le faisceau fibrillaire comme l'élément premier de la fasciculation des fils fins doués de contractilité du mode brusque au sein de la fibre musculaire striée, quelle qu'elle soit d'ailleurs. Formés ainsi d'un nombre de fibrilles qui n'est pas le même dans tous, les faisceaux fibrillaires présentent des aires de section transversale variables légèrement dans chacun d'eux. Ils semblent bien représenter le stade initial et le plus simple de la fasciculation, car ils sont plus nombreux dans les fibres musculaires embryonnaires ou jeunes. Chez les animaux dont la fibre cardiaque s'est fixée chez l'adulte dans un stade embryonnaire ou fœtal (voy. *fig.* 12-*16*), ils forment la majeure partie de l'écorce contractile ; et on les trouve surtout isolés ou bien réunis par petits groupes tout en demeurant chacun individualisés dans le sarcoplasma, sur les confins de ce dernier et de la tige protoplasmique granuleuse axiale (ex. Lapin). Chez la Souris (voy. *fig.* 12-*15*), tout en demeurant individualisés, les faisceaux fibrillaires, qui constituent ici la totalité de la substance contractile, se disposent en groupes de configuration variable (îlots, rubans, etc.), entre lesquels les bandes de sarcoplasma intercontractile se poursuivent en ébauchant une série de territoires contractiles distincts déjà, mais ne répondant pas encore à l'unité d'ordre immédiatement supérieur, réalisée par les « cylindres primitifs » ou « cylindres de Leydig ».

Faisceaux fibrillaires groupés.

Cylindres primitifs de Leydig groupant les faisceaux fibrillaires.

b) Les cylindres de Leydig résultent de l'union entre eux, en une formation de substance contractile aisément reconnaissable et séparable du reste, d'un plus ou moins grand nombre de faisceaux fibrillaires (Ranvier, 1880 — J. Renaut, 1893, *Traité d'histologie pratique*, fasc. 2, p. 644). Sur les préparations à l'hématoxyline ferrique (*fig.* *13*), et non moins aisément sur celles faites par les méthodes

ordinaires, on peut reconnaître aisément qu'ils se présentent sous deux formes principales.

Dans la première, les faisceaux fibrillaires se disposent, pour former le cylindre primitif, en ordre *annulaire* à la périphérie d'une petite tige de sarcoplasma sensiblement modifié ; car histochimiquement, elle prend faiblement, mais davantage que le sarcoplasma intercontractile ordinaire, certaines matières colorantes telles que (comme

En ordre annulaire.

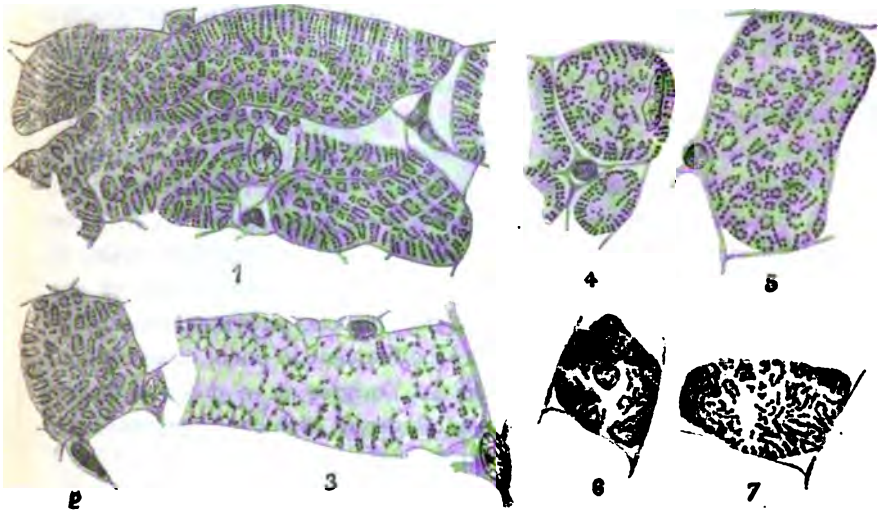


Fig. 13. — Coupes transversales de fibres cardiaques de Mammifères (fixation au liquide de Zenker, coloration à l'hématoxyline ferrique), montrant la disposition relative de la substance contractile et du Sarcoplasma. — D'après Marceau (1903-*b*).

1, 2, Fibres cardiaques de la paroi du ventricule gauche chez un Cheval âgé de quinze ans. — 3. Portion d'une fibre de ce même myocarde située immédiatement sous l'endocarde au voisinage de nombreuses fibres de Purkinje; elle fournit le type des fibres sous-endocardiques.
4, 5, Fibres cardiaques de la partie périphérique d'un muscle papillaire du ventricule gauche de l'Homme (22 ans), mort de la fièvre typhoïde. Les faisceaux fibrillaires sont groupés soit en petites colonnettes creuses à section assez irrégulière, soit en petits groupes isolés. Sur la marge, on voit des apparences de feuillets. Dans le centre, on voit des feuillets courbes vrais, en C ou en S, répondant à des cylindres de Leydig qui ne sont point fermés sur tout le pourtour de la petite tige de sarcoplasma différencié répondant à leur axe. — 6, 7, Fibres myocardiques du Mouton (Toutes ces fibres sont coupées en travers ou obliquement).

nous l'avons vu déjà) l'hématoxyline ferrique, la cœruléine — et aussi les colorants plasmatiques ordinaires, tels que l'éosine. Et les méthodes de dissociation dont nous avons aussi parlé n'en amènent que difficilement et tardivement la dissolution. C'est cette substance qui réunit les faisceaux fibrillaires en un tout solide. Telle est la disposition figurée par Marceau dans certaines fibres myocardiques du Cheval.

Ordre compact.

Dans la seconde forme, les faisceaux fibrillaires sont groupés en *ordre compact*, tout comme les traits d'un faisceau de javelots, au sein du même sarcoplasma différencié. Telle est par exemple la disposition figurée par MARCEAU chez la Vache (*fig. 14, - 10)*.

Il est facile de remarquer qu'entre les cylindres de Leydig de la première variété et ceux de la seconde, on trouve des intermédiaires. L'ordre compact semble répondre ainsi à la multiplication des faisceaux fibrillaires au sein d'un cylindre primitif déjà individualisé.

Feuillets.

Il faut maintenant dire un mot de la disposition en *feuillets* (*feuillets musculaires*, qu'il vaudrait mieux, selon nous, appeler *feuillets contractiles*). Ces feuillets, dont il convient de n'admettre l'existence que sur des coupes transversales irréprochables (1), répondent à un groupement des faisceaux fibrillaires en *ordonnance linéaire*, réalisant au sein du protoplasma intercontractile un ruban (J. RENAUT, 1893) ou droit, ou incurvé en gouttière ou en *S*. C'est là en somme un cylindre de Leydig plat, formé d'une seule assise de faisceaux fibrillaires placés parallèlement les uns aux autres et non plus annulairement. Très souvent, ces feuillets, plus nombreux généralement à la périphérie des fibres cardiaques, se plient et se replient sur eux-mêmes étroitement. Telle est l'origine de ce qu'on a appelé les *rubans de Koelliker*. Ceux-ci paraissent bien être constitués par les coupes d'au moins deux feuillets contigus (MARCEAU).

La disposition en feuillets répond certainement à un perfectionnement acquis par la substance contractile dans les points où celle-ci s'est le plus développée et affecte aussi l'ordre le plus serré, — c'est-à-dire à la périphérie : comme il arrive chez les grands Mammifères à myocarde puissant, dont les fibres myocardiques sont devenues de grand diamètre et abondamment pourvues de substance contractile (tels le *Cheval*, l'*Homme*, le *Porc*, le *Chien* et surtout le *Bœuf* entièrement adultes).(*fig. 14*). En effet, dans les feuillets, les faisceaux fibrillaires étant disposés sur une seule rangée présentent aux échanges nutritifs une surface ayant acquis son maximum.

Dans de pareilles fibres myocardiques, d'ailleurs, on voit qu'il

(1) Nous faisons cette observation parce que, même sur les fragments du myocarde les mieux fixés, il est souvent impossible d'éviter — fût-ce dans les coupes faites après inclusion soignée dans la paraffine et avec les meilleurs microtomes — le phénomène du *chavirement* des éléments longitudinaux de la substance contractile à la périphérie de la fibre musculaire cardiaque. Le chavirement est même souvent inévitable, à cause de l'inégale résistance de l'axe protoplasmique de chaque fibre et des portions périphériques de son écorce contractile. On voit dès lors, à la périphérie de la fibre, une apparence de disposition en feuillets à direction radiale et qui est tout à fait artificielle. Elle répond en effet à des faisceaux fibrillaires plus ou moins étalés à plat.

existe, au sein du sarcoplasma intercontractile, un mélange : — de feuillets plus ou moins compliqués dont la section transversale se présente sous forme de traits plus ou moins sinueux, ou configurés en *C*, en *S*, etc.; — de cylindres de Leydig répondant à l'ordonnance soit annulaire, soit fasciculaire compacte des faisceaux fibrillaires; — de faisceaux fibrillaires, soit rassemblés les uns à côté des autres, soit isolés, plus nombreux au voisinage de la tige protoplasmique axiale aux dépens de laquelle s'opère l'accroissement lent et continu des éléments de la substance contractile. Cette analyse de la constitution

Mélange des cylindrss primitifs des faisceaux fibrillaires et des feuillets dans les fibres adultes.

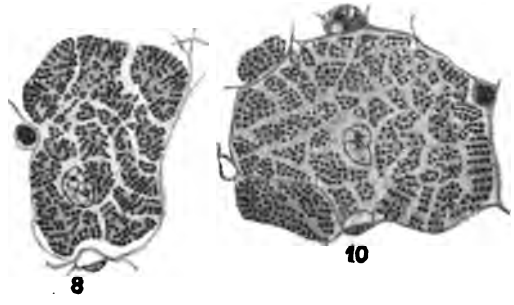


Fig. 14. — 8, Fibre musculaire du myocarde du Porc coupée en travers (fixation par le liquide de Zenker, Hématoxyline ferrique).

La disposition des éléments de la substance contractile rappelle assez celle existant chez l'Homme; mais elle s'effectue en ordre plus serré, et le sarcoplasma est aussi moins abondant en général.

10, Coupe transversale d'une fibre cardiaque d'une colonne charnue de deuxième ordre du ventricule gauche de la Vache (15 ans).

La fibre cardiaque est ici volumineuse, et les éléments de la substance contractile sont ordonnés en cylindres de Leydig pour la plupart compacts. Les cylindres creux font exception parmi les autres. Sur la droite et marginalement, on observe une apparence de feuillets.

(D'après MARCEAU, 1903-*b*).

de l'écorce contractile des fibres myocardiques devient sensiblement plus facile quand ces dernières ont été l'objet de certaines modifications qui constituent le début des myocardites d'origine toxique, telles que celles étudiées par MOLLARD et REGAUD (1897), dans l'intoxication diphtérique ; ou encore dans la fièvre typhoïde qui, lorsqu'elle est mortelle, s'accompagne régulièrement d'une atteinte myocardique plus ou moins marquée (voy. *fig. 13-4*, 5). Le premier phénomène qu'on observe alors, c'est une sorte d'œdème du sarcoplasma intercontractile qui sépare et individualise, souvent d'une façon en ce cas très remarquable, les faisceaux fibrillaires isolés ou groupés, les cylindres de Leydig et les feuillets sur les sections transversales des fibres cardiaques. De telles coupes montrent, par exemple, quelle

est la large part que prennent chez l'Homme les cylindres de Leydig à dispositif annulaire et les feuillets de faible étendue à dispositif en *S* ou en *C*. Mais il ne faudrait pas conclure toutefois en ce cas à une disposition absolument générale. Les fibres myocardiques de l'Homme renferment, et en assez grand nombre, des cylindres de Leydig à dispositif fasciculé, bien que ces derniers soient ici beaucoup moins abondants que chez le Bœuf.

Signification fonctionnelle des feuillets.

En effet, tous les myocardes des Vertébrés supérieurs et de l'Homme adultes, renferment des fibres myocardiques arrivées à des stades différents de leur développement intégral. Toutes n'ont pas un dispositif identique de leur substance contractile. Il en est qui se sont arrêtées à un stade presque fœtal, ressemblant à celles du myocarde du Lapin ou de la Souris par exemple. On n'a pas encore fait l'étude des répartitions exactes de ces fibres incomplètement développées. Marceau (1903-*b*) a cependant indiqué l'existence de fibres à caractères embryonnaires, cantonnées particulièrement au voisinage de l'endocarde ventriculaire et dont la structure rappelle celle des embryons ou des Oiseaux adultes. Ainsi que l'avait déjà fait remarquer von Ebner, c'est cette particularité qui a fait quelquefois confondre de pareilles fibres avec les fibres de Purkinje. Nous spécifierons ultérieurement comment, là où les fibres de Purkinje existent, les formes de passage s'établissent entre elles et les fibres myocardiques par lesquelles elles se poursuivent.

Noyaux des fibres myocardiques des Mammifères et de l'Homme. — Ici, comme chez tous les autres Vertébrés, les noyaux sont intérieurs aux fibres musculaires rameuses. Quand on observe ces dernières par leur surface, on n'en voit aucun occupant une position marginale. Ils sont tous masqués par la substance contractile. En règle, les noyaux des fibres cardiaques sont *axiaux*. Ils ne prennent une situation latérale que lorsque l'écorce contractile s'étant développée inégalement, la tige protoplasmique axiale qui les renferme toujours et les circonscrit entièrement, a cessé par ce fait d'occuper le centre exact de la fibre (M. Heidenhain).

Noyaux tous axiaux.

Ces noyaux se succèdent à des intervalles inégaux dans l'axe protoplasmique des fibres rameuses. Ils s'y montrent couplés, ou peu distants ; ou bien, au contraire, ils se succèdent à une assez grande distance les uns des autres : ceci variablement le long de la fibre. Lorsqu'on considérait sans conteste celle-ci comme formée d'une série de cellules distinctes soudées les unes aux autres, les histolo-

gistes accordaient au rapprochement ou au distancement des noyaux entre eux une certaine importance. RANVIER (1880) par exemple, voyait dans le dispositif couplé des noyaux, puis dans leur distancement dans les divers « segments de Weismann », un indice de la croissance de ces derniers en tant que cellules et en longueur ; en somme, d'un mouvement aboutissant à la séparation ultérieure de deux cellules cardiaques résultant de la division d'une cellule primitivement unique. De fait, l'existence des noyaux couplés qu'on voit de distance en distance tout du long des fibres rameuses, nous paraît très probablement liée à un mouvement lent de croissance de ces dernières en longueur. Telle est certainement d'ailleurs la signification des noyaux plus ou moins nombreux (6 à 12) se succédant jointifs en série, signalés par SOLGER (1891) dans l'axe protoplasmique des fibres cardiaques du jeune Porc. Cette disposition a été retrouvée chez le Veau par HOYER (1899), qui a constaté qu'elle répond à des divisions mitosiques, et conséquemment à un mouvement d'évolution ascendante de la fibre jeune.

Isolement, rapprochement ou distancement des noyaux.

Noyaux jointifs en série.

Les noyaux ont en général une configuration légèrement ovalaire dans le sens de la longueur de la fibre, sauf quand ils sont exactement couplés et jointifs. Ils sont alors arrondis, ou même ils ressemblent chacun à la moitié d'un œuf qu'on aurait tranché. On peut également quelquefois rencontrer, mais rarement toutefois, trois noyaux réunis sur un même point (J. RENAUT, 1893, p. 702). Le troisième noyau n'occupe plus alors la ligne du fuseau axial, mais bien une position légèrement excentrique. Il appartient en ce cas à la ligne des noyaux d'une fibre située dans un autre plan, et anastomotique à ce niveau de la première.

Forme des noyaux musculaires.

Au point de vue de leur structure propre, les noyaux des fibres cardiaques de tous les Vertébrés présentent des caractères identiques ; tous les auteurs sont d'accord sur ce sujet. Ce sont des noyaux vésiculeux, nucléolés, arrondis, ovalaires ou elliptiques, et parfois en forme de rein ou légèrement lobés. Après fixation par l'acide osmique, l'alcool absolu, le sublimé acétique, ils apparaissent formés par un réseau de chromatine à réticulation noueuse, et par une écorce marginale de chromatine mince et continue sur tout le pourtour. Le réseau de chromatine est placé au sein d'un suc nucléaire assez abondant que l'hématoxyline en solution dans la glycérine alunée teint en bleu de lin très pâle. Ils reproduisent ainsi à peu près trait pour trait les noyaux des grandes fibres musculaires lisses du Poulpe (J. RENAUT, 1893). La coloration par l'hématoxyline ferrique fournit des images tout à fait

Constitution des noyaux.

analogues. Une mince écorce de chromatine apparaît colorée en noir foncé, de laquelle se détache un réseau de substance chromatique à mailles irrégulières formées par les entrelacs ou les anastomoses de branches grêles, présentant un petit nombre de renflements de volume variable, colorés comme les branches elles-mêmes en noir intense (nucléoles nucléiniens ou pseudo-nucléoles). Assez souvent, cependant, avec cette méthode, le réseau de chromatine est peu visible; il semble remplacé par de fines granulations chromatiques irrégulières, coexistant avec des pseudo-nucléoles volumineux (Marceau, 1903-*b*.)

Hoyer (1899), en étudiant sur le Veau de la première année les séries de noyaux précédemment décrites chez le jeune Porc par Solger, dit avoir constaté, sur ceux qui sont au repos, l'existence d'un centrosome ou d'un diplosome. Il considère toutefois cette démonstration, — à laquelle plus récemment n'a pu parvenir Marceau (1903-*b*), — comme entourée de difficultés inhérentes surtout à la méthode de coloration par l'hématoxyline ferrique (1). De fait, cette question n'est pas tranchée; de même que ne l'est pas non plus celle de l'existence ou non de mitoses dans les fibres myocardiques des Vertébrés parvenus à l'état adulte.

Mitoses des fibres myocardiques embryonnaires et très jeunes.

Depuis longtemps déjà, en effet, on a signalé l'existence de figures de division indirecte sur les noyaux des fibres musculaires cardiaques des fœtus de Mammifères (J. Renaut, 1893, p. 702). Tout récemment Godlewsky (1902) constate que la mitose se rencontre aussi très souvent dans les premiers stades de l'histogénèse du myocarde. Mais si Hoyer (1899) trouve encore, — contrairement à l'affirmation réitérée de Solger (1891-1900), — la division indirecte avec des caractères spéciaux, ou plutôt même atypiques, chez le Veau par exemple pendant sa première année, il est remarquable de constater que personne n'a décrit de mitoses dans les myocardes adultes, et cela même dans les circonstances pathologiques.

Absence de mitoses chez l'adulte.

Mollard et Regaud (1897), au cours de leurs études sur la myocardite diphtérique expérimentale, faites cependant à l'aide des

(1) La difficulté consiste surtout dans ce fait que sur les coupes transversales, seules propres à mettre nettement en évidence les noyaux au sein du protoplasma axial, les faisceaux fibrillaires (fibrilles des auteurs), se présentent sous forme d'un grain noir répondant à leur section en travers. On peut alors prendre ces grains pour des centrosomes, alors qu'ils représentent, en réalité, la coupe d'un mince faisceau fibrillaire ayant pris place tout contre le noyau. Toutefois, Hoyer ajoute que l'examen d'un grand nombre de noyaux démontre une certaine constance dans l'existence d'un point très fin se colorant en noir dans leur voisinage et à l'extremité de leur côté longitudinal, là où la courbure de l'ovale devient plus forte. Et parfois autour de ce point apparait une auréole sphérique.

méthodes les plus analytiques et les plus actuelles, n'ont pas signalé par exemple une seule mitose dans des myocardes pourtant en cours de changements, de remaniements et même de restitutions partielles importantes de leur constitution modifiée profondément par « l'atteinte musculaire », qui ici est manifestement initiale et d'ailleurs profonde. Nous-mêmes n'en avons jamais observé au cours de la myocardite segmentaire quand bien même nous avons étudié celle-ci à tous ses stades ; et alors que notre attention était attirée sur les noyaux par les variations particulières qu'ils subissent en ce cas.

Gigantisme nucléaire.

Elles consistent essentiellement dans une augmentation de volume variable, mais toujours accusée et arrivant parfois à réaliser ce que nous avons appelé le *gigantisme nucléaire* (Renaut et Mollard, *Congrès de Lille*, 1899), s'accompagnant de modifications importantes de la forme, Les noyaux montrent à leur surface des expansions en divers sens. et des reliefs longitudinaux comparables à des empreintes. Ces reliefs font saillie ; et leurs intervalles, creusés en gouttière, sont occupés par des groupes de faisceaux fibrillaires ou de cylindres primitifs rassemblés, dessinant une striation longitudinale particulièrement grossière. Bref, ce sont là des *noyaux multiformes*, comparables à ceux décrits par Ranvier dans les cellules fixes de l'aponévrose fémorale de la Grenouille. Ils se colorent les uns de façon beaucoup plus intense que les noyaux normaux par les colorants de la chromatine ; les autres au contraire — et ce sont quelquefois les plus volumineux et les plus déformés — prennent difficilement la coloration spécifique. Ce sont là évidemment des noyaux altérés. Leurs empreintes paraissent dues à la double action du retrait de la substance contractile entre les bandes scalariformes ramollies, et de la tuméfaction parallèle du sarcoplasma intercontractile. Nous reviendrons sur ces noyaux un peu plus loin ; en tout cas, ils ne semblent pas devoir être rapportés à des figures d'amitose.

Noyaux multiformes.

Amitoses.

Ce n'est pas à dire que, dans le myocarde même sain, et surtout dans celui dont les éléments sont encore en voie de croissance, on ne trouve pas de figurations nucléaires qu'on puisse rapporter à des divisions directes. Tel est en particulier le mode de multiplication uniquement admis par Solger (1901) dans le myocarde du jeune Porc, pour expliquer la formation des noyaux en série. Mais d'autre part, on sait combien il est difficile de dire si une figuration nucléaire donnée répond bien sans conteste à une amitose, — et ceci tout aussi bien dans le myocarde qu'ailleurs. Toutefois, comme à vrai dire personne n'y a trouvé de figures de division sauf dans les premiers mois

qui suivent la naissance, et que cependant le myocarde s'accroît tout comme s'accroît l'animal jusqu'à ce que celui-ci soit devenu tout à fait adulte, il faut bien admettre par exclusion que, pour augmenter d'étendue ou de nombre, les fibres myocardiques ne peuvent multiplier leurs noyaux que par le mécanisme de la division directe. S'il en était effectivement ainsi, le fait prendrait une réelle importance théorique. Il conduirait à penser que des fibres musculaires telles que les cardiaques, arrivées à leur complet développemen tet devant conserver désormais une activité fonctionnelle permanente et continue, ne peuvent davantage mettre leurs noyaux en mitose pour les multiplier, que ne peuvent le faire les diverses cellules glandulaires continuant à fonctionner. D'autre part, on pourrait aussi penser qu'une fois le développement intégral acquis, il n'y a plus ici place pour les mitoses, qui ordinairement sont différenciatrices (Regaud); ceci, parce que la fibre myocardique devrait alors s'étendre exclusivement sous sa forme définitive (1).

Les fibres myocardiques sont constamment limitées, sur leur pourtour tout entier, par la différenciation marginale extrême du sarcoplasma intercontractile à laquelle M. Heidenhain a donné le nom de *sarcolemme des fibres cardiaques*. Nous décrirons cette formation intéressante dans un paragraphe particulier.

§ 3. — Constitution intime de la substance contractile.

Le problème de la constitution intime de la substance contractile des muscles striés offre à la discussion une matière pour ainsi dire inépuisable. Nous ne pouvons tenter ici, bien entendu, d'en exposer les éléments dans leur généralité, encore moins de le résoudre. Par suite, nous devrons nous borner à ce qui est essentiel : c'est-à-dire

(1) Pour résoudre intégralement cette question, nous pensons que de nouvelles recherches sont nécessaires. Il faudra, notamment, tenir compte de l'importante remarque que fait Hoyer dans sa discussion avec Solger sur l'origine des noyaux multipliés en série au sein du protoplasma axial des jeunes Mammifères. Il fait observer que, pour trouver les figures mitosiques qu'il a décrites en ce cas, il est indispensable de fixer convenablement le myocarde à l'état *vivant*. Dans ces seules conditions, les colorations à la thionine, qu'il a employées, mettent en évidence les figures de division indirecte qu'il a décrites. Elles diffèrent des figures de mitose ordinaires en ce que, au stade de l'étoile mère, l'axe réunissant les pôles n'est pas parallèle à celui de la fibre dont le noyau se divise, mais coupe toujours ce dernier sous un angle aigu. Ce n'est que pendant la métaphase que les deux axes se confondent. Il est également important, dit-il, de remarquer que bientôt après la fin d'une mitose, les noyaux fils, après un court stade de repos, font tout de suite une nouvelle division indirecte : ce qui fait que, dans une même fibre, on les trouve deux à deux couplés au même stade.

à faire connaître sommairement ce qu'on sait aujourd'hui de la substance contractile, en tant que spécialement observée dans les fibres rameuses myocardiques.

Nous avons déjà expliqué comment ses éléments — les *fibrilles élémentaires* — sont groupés dans les fibres rameuses, sur le parcours desquelles ils restent continus. La distinction d'une part, d'autre part la répartition générale de ces groupes (faisceaux fibrillaires, cylindres de Leydig, feuillets contractiles) au sein du sarcoplasma qui parcourt l'écorce contractile, nous sont désormais suffisamment connus par la lecture du paragraphe précédent. Il faut maintenant entrer dans un autre ordre d'idées.

Fibre fixée tétanisée-tendue.

Rappelons d'abord un fait essentiel : c'est que, dans tout groupe d'éléments de substance contractile individualisé au sein du sarcoplasma, le dispositif de la striation transversale demeure régulier à toutes les hauteurs et par le travers du groupe, comme si ce dernier était formé d'une seule et unique fibrille élémentaire, ainsi que c'est le cas dans les muscles moteurs des ailes des Insectes. Disques minces, bandes claires, strie intermédiaire de Hensen coupant par leur milieu les disques épais et également ceux-ci dans le groupe entier : tous les éléments de la striation sont à la même hauteur dans une fibre convenablement fixée au repos et ensuite observée par n'importe quel moyen de coloration. Ceci est constant tout aussi bien pour la fibre cardiaque que pour celle des muscles striés ordinaires.

En outre, si cette fibre a été fixée « tétanisée tendue » par le procédé indiqué par Ranvier (1880), on constate que la striation transversale, dont les éléments constitutifs se montrent alors, déployés au maximum, se poursuit toujours concordante dans toute l'épaisseur du groupe. Mais celui-ci, en outre, observé soit après coloration forte de la fibre par l'hématoxyline, soit mieux à la lumière polarisée, met nettement en évidence la résolution en fibrilles de ses faisceaux fibrillaires constitutifs. Ceux-ci apparaissent dès lors formés d'un nombre variable de fils parallèles entre eux, dont chacun est strié en travers exactement comme l'ensemble; et tous sont en striation concordante dans celui-ci.

Fibrilles élémentaires.

Ce sont ces fils qu'on peut rapporter à des fibrilles élémentaires, du moins à la rigueur. Au sein de chaque faisceau fibrillaire répondant à la « colonnette musculaire » de Kœlliker et de la plupart des auteurs, les interlignes des fibrilles s'accusent alors dans le sens longitudinal par un mince trait clair. En revanche, leurs disques minces, plus larges qu'elles, se touchent tous par leurs extrémités de fibrille en fibrille. Ils dessinent ainsi un trait, continu par le travers du faisceau fibrillaire tout entier.

Et s'il s'agit d'un cylindre primitif ou d'un feuillet contractile, c'est-à-dire de groupes formés de plusieurs faisceaux fibrillaires réunis en une même formation, la même union transversale suivant les disques minces se poursuit de faisceau fibrillaire en faisceau fibrillaire par le travers du groupe tout entier.

Et voici un autre fait intéressant : Comme, dans l'expérience du muscle *fixé-tétanisé-tendu* imaginée par Ranvier, l'injection interstitielle d'acide osmique n'a pas surpris les groupes individualisés de substance contractile d'une même fibre tous simultanément et au même moment précis, il en résulte qu'il existera dans cette fibre des différences d'état pour ces divers groupes. Chacun d'eux aura été fixé dans une attitude différente, répondant au brusque commencement de mise en jeu suscité par l'excitation produite par l'arrivée inégale du liquide fixateur. Il s'ensuit que la fixation une fois opérée, les lignes des disques minces, des bandes claires et des disques épais, ne seront plus dès lors exactement continues et concordantes dans chaque tranche transversale de la fibre. Elles ne dessineront plus, par le travers entier de celle-ci, des bandes régulièrement superposées en ordre strictement parallèle (Ranvier, 1880).

Indépendance relative des faisceaux fibrillaires.

Ceci montre qu'au sein de la fibre entière, les éléments individualisés de la substance contractile ont une certaine indépendance et constituent individuellement une « formation » distincte. Ils peuvent se contracter chacun pour son compte et pour ainsi dire personnellement, en rompant la régularité de la striation transversale dans l'épaisseur de la fibre. Par ce seul fait, se trouve ruinée la conception de Carnoy et de ses élèves. Elle admet que la substance contractile des muscles striés est formée d'une série de cases interceptées, dans toute l'étendue de la fibre musculaire striée, par des cloisons de *plastine* rectangulaires entre elles ; et elle nie l'existence des fibrilles, des faisceaux fibrillaires et des groupements de ceux-ci en cylindres primitifs et en feuillets. Elle ne peut tenir contre ce seul fait expérimental : à savoir que dans une seule et même fibre excitée par des secousses d'induction, les divers éléments individualisés de la substance contractile (faisceaux fibrillaires, cylindres primitifs, feuillets) se contractent *au sein de la fibre* à des degrés un peu divers, en glissant légèrement les uns sur les autres (J. Renaut, 1893, p. 632). Nous reviendrons bientôt sur ce sujet à propos du dispositif de charpente de la fibre striée, en fonction de l'ensemble de ses disques minces et de ce que — dans la fibre rameuse myocardique — on a récemment appelé son « sarcolemme ».

L'élément premier, — répondant à l'unité fonctionnelle irréductible au point de vue de la contractilité du mode brusque — est évidem-

ment ici la *fibrille*, dont sont composés les faisceaux fibrillaires (colonnettes musculaires). Mais dans la fibre musculaire myocardique, tout aussi bien que dans les fibres striées des muscles ordinaires, ce n'est pas chose facile, ni peut-être même possible, que d'isoler celle-ci. Tout aussi bien présentement qu'à l'époque déjà éloignée où Ranvier (1880) posait cette question : elle n'a rien perdu de sa difficulté. Dans le myocarde comme dans les faisceaux primitifs (fibres) d'un muscle strié quelconque, il est relativement aisé de séparer et de mettre en évidence, avec leur individualité propre, les cylindres primitifs des deux ordres (fasciculaires ou annulaires) et aussi les groupes de faisceaux fibrillaires ordonnés en rubans plats (feuillets contractiles). Et l'on arrive, un peu plus laborieusement toutefois, à résoudre ceux-ci en leurs faisceaux fibrillaires constitutifs. On voit alors ces derniers (J. Renaut, 1893, p. 633) s'effeuiller en fils extraordinairement fins qui se dégagent sur un point donné du faisceau fibrillaire. Puis ils se poursuivent isolément et semblent, de prime abord, irrésolubles en fibrilles plus fines. Mais, tout compte fait, il arrive souvent qu'au bout d'un certain parcours on voit — sur les dissociations les mieux faites — de ce fil qui paraissait simple, se dégager à angle aigu deux branches encore plus délicates qui se poursuivent au-delà de l'écart et souvent fort loin avec leur succession de disques minces un peu débordants, de bandes claires et de disques épais. La fibrille semblerait donc divisible et subdivisible à l'infini en fils striés de plus en plus ténus, fins au point de ne plus être mesurables par leur travers.

Dissociation de la substance contractile.

Impossibilité de dégager des fibrilles certainement élémentaires.

Toutefois, comme, dans ces unités de plus en plus petites et qui de prime abord paraissent homogènes, la striation transversale reste absolument concordante dans l'ensemble des fils élémentaires demeurés unis les uns aux autres, on peut néanmoins observer et étudier analytiquement cette striation dans l'une des plus minces colonnettes musculaires. C'est à cela qu'il convient d'ailleurs de se borner dans la pratique, tout en gardant cette réserve qu'on n'est jamais sûr d'avoir affaire à une véritable fibrille élémentaire, c'est-à-dire non résoluble en fils striés plus petits (1).

(1) C'est à cette conclusion qu'est arrivé Martin Heidenhain (1898) dans son travail sur la substance contractile (Struktur der kontraktilen Materie. I. Struktur der quergestreifen Muskelsubstanz. *Ergeb. der Anat. und Entwicklung*, de Merkel et Bonnet. Bd. VIII). Comme auparavant lui la majorité des histologistes (Kœlliker, Rollett, Retzius, Renaut), il se refuse à accepter les données de Carnoy (1884), de Melland (1885), van Gehuchten (1886), Marshall (1887), Ramon y Cajal (1888), qui admettaient que les faisceaux de fibrilles et les fibrilles elles-mêmes sont des produits artificiels, et qu'il n'y a de fibrillaire dans la substance contractile que les interlignes longitudinaux séparant des cases, d'autre part fermées dans le sens transversal par des cloisons répondant aux disques minces d'Amici.

Cette manière de voir procédait tout entière de la conception très originale de

Analyse histologique de la striation transversale. — Constitution intime de l'élément fibrillaire. — Sans reprendre ici la question en ce qu'elle a de général, il convient de spécifier d'abord quelques points indispensables à la bonne compréhension du sujet.

Striation transversale.

Chaque fibrille dégagée des autres sur un certain parcours constitue *un fil continu strié en travers*. La striation consiste en des bandes transversales alternativement sombres et claires, disposées les unes par rapport aux autres tout du long de la fibre, en ordre de succession régulier. Dans une striation transversale réduite à son maximum de simplicité, cet ordre est le suivant : une large bande claire traversée

Carnoy, qui considérait une fibre striée comme formée d'une charpente réticulée de *plastine*. Cette charpente, partie du noyau, irait se terminer, en s'y inserant, au sarcolemme ou à la couche marginale qui, dans les fibres cardiaques, représente morphologiquement celui-ci. Dans les petites loges prismatiques resultant du concours des cloisons de plastine longitudinales et transversales, croisées rectangulairement, serait contenue la *myosine*. La myosine, représentant ici un simple « enchylème », serait passive totalement ; il n'y aurait de contractile que la charpente plastinienne représentant le protoplasma actif de la cellule musculaire.

Pour admettre une pareille manière de voir, il fallait faire abstraction des faits les mieux observés en histologie, parmi lesquels se place au premier rang l'existence incontestable des fibrilles des muscles des ailes des Insectes, que l'on peut mettre en liberté vivantes et voir se contracter longtemps individuellement dans une solution isotonique ou plus simplement, comme l'avait constaté Merkel, dans l'albumine de l'œuf. A ce point de vue, nous n'avons rien à retrancher du jugement porté sur cette théorie (J. Renaut, 1893, p. 620, note 1). Il ne s'ensuit pas toutefois de ce jugement, que les histologistes qui ont soutenu une opinion que, parmi les premiers, nous avons déclarée erronée, ne soient pas des savants pour lesquels nous avons une grande considération personnelle.

Martin Heidenhain, d'accord en cela avec Hensen et avec nous-même, émet cette opinion que rien jusqu'ici ne permet de définir histologiquement la fibrille musculaire striée, du moins en tant qu'unité fondamentale et indécomposable de la substance contractile. Il lui est apparu que la divisibilité en long des *colonnettes musculaires* (Kœlliker), qui sont nos *faisceaux fibrillaires*, est si grande qu'on ne peut lui assigner de limite. Et l'on conçoit, dit-il, que de nouveaux procédés de dissociation pourraient nous permettre d'aller plus loin indéfiniment dans cette voie; de façon que rien ne nous permet de supposer que la dernière unité fibrillaire ainsi obtenue serait elle-même indivisible.

Il conclut donc que le dernier terme de la série n'est pas une fibrille histologique — c'est-à-dire matériellement isolable à l'état d'absolue irréductibilité en fils plus ténus, — de dimensions saisissables et déterminables, mais bien la série linéaire de molécules contractiles élémentaires des physiologistes (*inotagmes* d'Engelmann) ou *fibrille moléculaire*. En somme, pour M. Heidenhain, la fibrille qu'on doit distinguer et étudier en histologie, constituée par un faisceau plus ou moins volumineux de fibrilles moléculaires, répond à une simple fragmentation longitudinale de la colonnette musculaire de Kœlliker, c'est-à-dire de ce que, de notre côté, nous désignons sous le nom de *faisceau fibrillaire*.

Pour Marceau (1903-*b*, p. 202, note 1) c'est également le faisceau fibrillaire qui constitue l'unité de construction au sein de la fibre musculaire (cardiaque) : c'est-à-dire la plus petite formation individualisée de la substance contractile au sein du sarcoplasma.

La nomenclature que nous avons adoptée dès 1893 (*Traité d'Histologie pratique*) nous paraît en somme devoir être maintenue, parce qu'elle est à la fois très claire et qu'elle tient compte de tous les faits observés. Un *faisceau fibrillaire* est formé d'un nombre variable de fibrilles élémentaires. Par sa propre croissance il peut multiplier ces fibrilles. De la réunion de plusieurs faisceaux fibrillaires en une formation plus élevée, mais où les faisceaux fibrillaires se rangent variablement les uns par rapport aux autres tout en demeurant distincts, résultent les *cylindres primitifs* annulaires ou fasciculaires, et les *feuillets* qui ne sont que des cylindres primitifs dont les faisceaux fibrillaires sont ordonnés en surface.

en son milieu par un disque sombre, mince comme un trait (*disque intermédiaire d'Amici*) ; une large bande sombre traversée en son milieu par une strie plus claire (*strie intermédiaire de Hensen*), d'autant mieux visible et élargie que la fibrille est mieux fixée-tendue, et qu'en conséquence sa striation transversale est davantage déployée ; une large bande claire traversée en son milieu par le disque d'Amici. Ainsi de suite tout du long de la fibrille (ou du faisceau fibrillaire, si les fils constitutifs de celui-ci sont restés assez jointifs pour que leurs interlignes, qui seuls permettent de les distinguer dans les intervalles des disques minces, aient été annulés par le rapprochement exact des fibrilles entre elles).

Quand on a opéré une tension parfaite, la striation transversale peut être observée avec toute netteté comme il vient d'être dit, car elle apparait *déployée*. Si alors on prend pour points de repère deux disques minces consécutifs, on peut aisément donner la formule de cette striation. Dans ces limites que, pour plus de clarté, nous avons désignées sous le nom de *segment contractile* (J. Renaut, 1893, p. 626) on voit se succéder les pièces suivantes :

Segment contractile ou élément musculaire.

1° Le *disque mince* ;
2° Une bande claire ;
3° Le demi-disque épais ;
4° La strie intermédiaire ;
5° Le demi-disque épais ;
6° Une bande claire ;
7° Le *disque mince* ;

et retour de la série indéfiniment dans toute la longueur. Beaucoup d'histologistes préfèrent désigner le « segment contractile », c'est-à-dire la portion d'une fibrille comprise entre deux disques minces consécutifs, sous le nom d'*élément musculaire*, terme, à notre sens, cependant moins approprié (1). Dans les fibres striées des muscles ordinaires,

(1) En effet, ce qui, dans un muscle strié, constitue réellement l'*élément musculaire* c'est la cellule musculaire à noyaux multiples, au sein de laquelle s'est développé le dispositif contractile du mode brusque : — c'est la fibre musculaire tout entière. Quoi qu'il en soit, en France et en Allemagne on est convenu, pour abréger les descriptions, de représenter chacune des pièces de striation transversale du « segment ou élément contractile » par les premières lettres de leurs noms respectifs dans l'une et l'autre langue.

1° Disque mince d'Amici	*Dm... Z*	
2° Bande claire	*Bc.... J*	
3° Demi-disque épais	*Det... Qd*	Ensemble du disque épais *De... Q.*
4° Strie intermédiaire de Hensen	*H .... Qh*	
5° Demi-disque épais	*Det... Qd*	
6° Bande claire	*Bc.... J*	

les éléments individualisés de la substance contractile paraissent être composés toujours d'un nombre entier de segments ou éléments contractiles ; car, aux extrémités, ceux-ci se terminent, d'après les observations de Ranvier (1880), constamment par un disque mince.

Disque épais et disque mince.

Rappelons maintenant qu'il est admis (et parfaitement démontré d'ailleurs) que la seule pièce de la striation qui jouisse du pouvoir de se contracter est le disque épais (*De-Q*) formé de myosine, chargé d'hémoglobine musculaire, enfin biréfringent. Le disque mince (*Dm-Z*), considéré également, comme biréfringent et colorable, à la façon du disque épais, par un grand nombre de réactifs, n'est nullement contractile. C'est, comme l'ont les premiers indiqué Amici et Ranvier, une pièce de charpente au sein de la substance contractile. Il diffère d'ailleurs histochimiquement du disque épais de façons multiples. Ranvier a fait remarquer qu'il est tout d'abord insoluble dans les acides faibles, qui dissolvent rapidement la myosine des disques épais. L'un de nous a ensuite démontré que les disques minces d'une fibre striée, après coloration par le picrocarminate et conservation dans la glycérine acétifiée, se teignent en rouge vif tandis que, du même pas, les disques épais se décolorent et se dissolvent (J. Renaut, *C. R. de l'Acad. des Sc.*, 19 nov. 1877).

Histochimisme spécial du disque mince.

Voici maintenant ce que les disques minces présentent de particulier dans les fibres musculaires cardiaques. — Durand (1879) a fait voir le premier qu'ils se comportent exactement, dans la glycérine acétifiée et après coloration par le picrocarminate, comme ceux des muscles des pattes des Coléoptères. Ils se teignent eux aussi électivement en rouge foncé. Durand a constaté qu'ils ne se doublent ni ne se triplent jamais : il n'y a donc pas, dans la substance contractile des fibres myocardiques, de « disques minces accessoires ».

Cloisonnement transversal de la substance contractile par le disque mince.

M. Heidenhain (1900) constata depuis que l'hématoxyline au vanadium, et aussi moins nettement la cœruléine, teignent électivement en bleu pur très intense les disques minces des fibres musculaires cardiaques. Mais de plus, tandis qu'avec les méthodes ordinaires (y compris celle mise en usage par nous-mêmes — Renaut et Durand, 1879), on voit les disques épais se poursuivre en striation concordante, en restant jointifs par leurs extrémités entre les fibrilles d'un même groupe individualisé ; et qu'ils paraissent accolés, dans cet ordre, les uns aux autres par une substance tenace, distincte de la leur propre (en particulier se colorant moins intensément qu'eux-mêmes par l'hématoxyline au fer — Marceau, 1903, p. 307) ; — les colorations par l'hématoxyline au vanadium ou la cœruléine mettent

en évidence ceci. Sur les lignes concordantes des disques minces, situés à une même hauteur et *par tout le travers de la fibre entière*, passe un trait bleu coloré intensément comme si, sur les limites de chaque segment contractile répondant au disque mince, il régnait une cloison transversale se poursuivant dans toute l'épaisseur de la fibre. Cette cloison se continue avec l'exoplasme considéré comme un sarcolemme par M. Heidenhain. Nous nous bornons à signaler ici, tout d'abord, ce fait; quitte à l'interpréter plus loin en parlant du sarcolemme attribué récemment aux fibres myocardiques.

Tous les histologistes qui se sont succédé depuis Brücke (Ranvier, Rollett, Renaut, etc.) attribuent au disque mince la propriété de la double réfraction. Mais tandis que celle-ci ne manque jamais pour le disque épais (*De*), elle apparaît variablement accusée sur le disque mince, qui parfois même et « dans certaines conditions, paraît à peu près monoréfringent » (Ranvier, 1880, p. 124, note). D'après les observations de Marceau (1903-*b*, p. 312), tel serait le cas pour le disque mince des fibres musculaires cardiaques — du moins fixées au repos et montrant à la lumière polarisée leurs bandes claires étroites.

Bandes claires.

Quant à ces bandes claires elles-mêmes (*Bc-J*), elles sont toujours isotropes, exactement comme le sont les lignes de sarcoplasma soit interfasciculaire, soit interfibrillaire s'il s'agit d'un muscle cardiaque fixé tendu-contracté (1). Tous les réactifs employés en histologie, à l'exception d'un seul, les laissent incolores. Les solutions de rouge de thiazine, employées pour la première fois par M. Heidenhain, les teignent avec élection, et comme elles, — fait très important à noter, — les *stries intermédiaires de Hensen* (*H-Qh*).

Aries de Hensen.

Ainsi colorées en rouge comme les bandes claires, tandis que les disques minces (*Dm-Z*) et les deux segments extrêmes des disques épais (*Det-Qd*, *Qd*) qu'elles traversent restent incolores, les stries de Hensen (*H-Qh*) apparaissent nettement avec la configuration qui leur est propre. Elles affectent chacune la forme d'un sablier, dont

(1) Voici le procédé qu'il faut employer pour obtenir un myocarde fixé-tendu-contracté, et par suite montrant sa striation transversale déployée; tandis que, d'autre part, les fibrilles constitutives des faisceaux fibrillaires apparaissent distinctes, comme des fils parallèles séparés par des interlignes clairs au sein des faisceaux. Sur un Rat blanc chloroformé, tous les vaisseaux formant le pédicule du cœur étant liés, moins l'aorte, puis enfin l'aorte étant liée après deux ou trois contractions qui vident le cœur, celui-ci est ponctionné à l'aide de la canule-trocart d'une seringue de Pravaz, chargée d'alcool à 90° centésimaux. Le cœur s'emplit d'alcool, et tandis que brusquement et sous l'influence de l'excitation par l'alcool il se contracte, on arrose sa surface d'alcool fort. Il est ainsi fixé-distendu et contracté. On dissocie alors les fibres cardiaques et on les examine, montées dans la glycérine, à la lumière polarisée. C'est également ainsi qu'on procède pour colorer électivement, par le procédé indiqué plus haut, les disques minces et mettre en évidence leur histochimisme particulier et tout différent de celui des disques épais (P.-A. Durand, 1879, p. 42).

les extrémités excavées reçoivent et logent incomplètement les deux demi-disques épais, qui sont globuleux, chacun comme un œuf dans son coquetier.

La strie intermédiaire de Hensen se comporte donc, en présence du seul réactif colorant touchant électivement les bandes claires, comme une bande claire. Ranvier (1880), et ceux qui comme nous ont adopté son opinion, la considèrent également comme une bande claire. Dans les muscles à striation compliquée, tels que ceux des pattes du Lucane-Cerf, le disque épais semble scindé en trois parties. Dans les intervalles de celles-ci, il y a deux stries intermédiaires qui, par les méthodes ordinaires et sur une fibre fixée-tendue-contractée, ont le caractère de bandes claires. Quand, en ce cas, on a coloré électivement en rouge les disques minces qui, eux aussi, sont au nombre de trois, les deux stries intermédiaires restent incolores. La strie de Hensen n'est donc pas, comme l'avait admis Merkel, une membrane cloisonnante de nature analogue à celle du disque mince. Récemment, enfin, Marceau (1902) a fait remarquer, avec raison, que les stries de Hensen des fibres cardiaques, mises en évidence par l'hématoxyline au vanadium après fixation prolongée au sublimé, au lieu de se teindre en bleu pur comme les lignes transversales de disques minces, se colorent à la façon des colonnettes musculaires : c'est-à-dire en brun rouge, — toutefois d'une façon un peu plus intense que les autres parties de la substance contractile. Mais ces stries ne sont nullement continues, et pas même jointives, de colonnette musculaire à colonnette musculaire dans le sens transversal. On ne doit pas conséquemment admettre, comme l'a fait récemment M. Heidenhain, l'existence de ce qu'il a appelé la *membrane moyenne*.

Menbrane moyenne de Martin Heidenhain

M. Heidenhain (1901) en employant cette même méthode avait décrit cette membrane moyenne ; et même il avait fixé son symbole dans la nomenclature des parties constitutives de la striation transversale (*M*). Il l'envisage comme il suit. La strie claire de Hensen affectant, comme nous l'avons déjà dit, la forme d'un disque bi-concave ou en sablier, serait traversée en son milieu par une bande sombre transversale, moins étroite et aussi moins homogène que le disque mince, n'ayant pas non plus les mêmes électivités que ce dernier. Elle serait cependant son analogue, parce qu'elle unirait transversalement les fibrilles entre elles comme le fait le disque d'Amici. Elle constituerait une cloison continue par le travers de tous les disques épais, comme le disque d'Amici en constituerait une par le travers de toutes les bandes claires.

Ce dernier fait est catégoriquement contesté par MARCEAU. De plus ce même auteur, en colorant des coupes de fragments du cœur du Cheval, fixé au Zenker, par l'hématoxyline au chlorure de vanadium de VOLTERS, a obtenu, mais dans quelques fibres myocardiques seulement, une *inversion* nettement tranchée de la coloration ordinaire des disques épais. En effet, tandis que les parties terminales de ces disques épais (*Det-Qd*) étaient à peine colorées en bleu violacé, leurs parties moyennes, répondant aux stries de Hensen, se montraient intensément teintes en bleu également violâtre. Les disques minces (*Dm-Z*) étaient de leur côté un peu plus colorés que les deux segments extrêmes des disques épais ; et les bandes claires (*Bc-J*) à peu près complètement incolores.

La menbrane moyenne n'existe pas.

Une pareille observation est extrêmement instructive. D'une part, elle démontre incontestablement que si les stries de Hensen, que le rouge de thiazine teint électivement comme les bandes claires, sont effectivement des bandes claires, ce ne sont pas d'autre part de pures bandes claires. Elles sont chargées d'un plasma qui, dans certaines conditions, prend une coloration spéciale en vertu d'un chimisme individuel et particulier, probablement plus marqué par le milieu : ce qui expliquerait l'apparition en ce point du trait, ou membrane moyenne, de M. HEIDENHAIN avec l'hématoxyline au vanadium.

D'autre part, avec la méthode employée par MARCEAU, la strie de Hensen se colorant en totalité et énergiquement en tranchant sur le reste, il devient dès lors facile de savoir si cette strie se continue, soit en son entier, soit par son milieu répondant à la « membrane moyenne » de M. HEIDENHAIN, avec les stries de Hensen des faisceaux fibrillaires voisins consécutifs au même niveau; et cela par tout le travers de la fibre myocardique. Mais MARCEAU a constaté qu'il n'en est rien. Il conclut donc avec raison que « l'existence d'une membrane moyenne (*M*) située au milieu de la strie claire ou disque de Hensen et analogue à un disque mince, quoique plus ténue, ne paraît nullement démontrée » (1903-*b*, p. 310).

Caractères du disque épais.

Arrivons maintenant au *disque épais*. Ici, comme dans les autres fibres musculaires striées, ce disque est anisotrope, formé de myosine, et se teint énergiquement par le picrocarminate d'ammoniaque, l'hématoxyline de Bœhmer ou en solution dans la glycérine, le violet de méthyle 5 B, l'éosine, etc. Seul, il fait de la fibre striée en travers un réseau qui détermine l'apparition du spectre des muscles striés (RANVIER — 1880). Seul il est contractile ; car dans le phénomène de la contraction, il est la seule pièce de la striation transversale qui

éprouve des modifications saisissables. Tout cela est parfaitement hors de conteste.

Zone du disque épais.

Le domaine du disque épais — quelle que soit d'ailleurs sa constitution simple ou complexe, 'est compris en réalité entre les deux bandes claires adjacentes chacune aux disques minces d'Amici limitant chaque segment contractile. C'est d'ailleurs toute cette région ou *zone du disque épais* qui, vue à la lumière polarisée, apparaît en bloc comme anisotrope. Cela une fois posé et pour ce qui regarde en particulier les fibres cardiaques, la difficulté commence :

Question des disques épais accessoires.

Ranvier (1880), en colorant par la solution alunée d'hématoxyline de Bœhmer des fibres myocardiques isolées par dissociation après l'action de l'alcool au tiers, puis tendues aussi exactement que possible sur la lame de verre par le procédé ou « tour de main » de la demi-dessiccation, a constaté ceci : — « Entre deux bandes claires successives on voit les disques épais sous forme d'une large zone violette. Cette zone n'est pas homogène ; elle est constituée par deux bandes, d'égale hauteur, renfermant une bande intermédiaire plus étroite. Cette disposition est beaucoup plus marquée dans les fibres fortement tendues. Dans ces dernières, le disque épais est subdivisé en trois bandes parallèles séparées les unes des autres par deux bandes claires intermédiaires comprises dans l'intervalle des trois plans du disque épais. Ce dernier, dans son ensemble, a la configuration d'un grain, — c'est-à-dire que ses deux bords latéraux font saillie de chaque côté de la fibre sous forme de festons convexes en dehors. Inversement, la bande claire est limitée latéralement par un contour légèrement excavé. L'on voit que les faits précédents s'accordent avec l'opinion de Brücke, qui soutenait que la substance contractile peut se morceler et se résoudre en disques superposés, séparés par des plans de clivage ». (L. Ranvier, 1880, p. 318). Il est extrêmement facile de répéter la préparation, et de vérifier l'exactitude de la description de Ranvier.

Comme Brücke avait désigné ces disques résultant du clivage d'un seul sous le nom de « disques accessoires », on admit donc que, dans le myocarde des Vertébrés supérieurs, le disque épais des fibres musculaires consistait en un disque médian (*disque épais principal*) de moindre hauteur et par suite de moindre importance dans l'ensemble que les deux disques extrêmes (*disques épais accessoires*). Et c'est même pour savoir exactement si ces disques accessoires étaient partie des disques épais ou des disques minces, que sous la direction de l'un de nous, Durand reprit la question en 1879 et arriva à constater

l'existence d'un seul et unique disque mince par le travers des fibrilles cardiaques. Il en fallut donc conclure que c'est le disque épais seul qui s'est ici clivé en trois pièces (J. Renaut, 1893).

Mais les histologistes qui se sont récemment occupés de la substance contractile des fibres myocardiques n'ont pas adopté les conclusions de Ranvier. Aucun d'eux ne parle plus de la subdivision du disque épais en un principal plus mince, et deux accessoires occupant les extrémités de la zone du même disque et plus étendus.

Marceau, dont les recherches sont les plus récentes (1903-*b*), étudie la striation transversale par l'hématoxyline ferrique, employée après fixation par le liquide de Zenker. Il voit les disques épais affecter d'abord et comme toujours l'aspect de prismes légèrement renflés en leur milieu, totalement colorés en noir. Avec une différenciation plus accusée, il voit la partie moyenne de chaque disque épais et noir se montrer moins fortement colorée que l'ensemble. « C'est là, dit-il, la strie ou disque intermédiaire de Hensen. » Il ne constate pas alors la subdivision du disque épais en trois disques; mais, si la différenciation est poussée très loin, il reconnaît que « les disques intermédiaires de Hensen *s'étendent* et se décolorent complètement, ainsi que les disques minces d'Amici. De la sorte, chaque disque obscur est réduit alors à deux petites boules noires placées à ses extrémités, et séparées par un disque presque incolore en forme de lentille biconcave ».

Tout au contraire et avant lui, M. Heidenhain (1901) met en évidence, par une tout autre méthode, une bande transversale particulière barrant par son travers le milieu du disque biconcave de Hensen. C'est sa « membrane moyenne »; celle-ci occupe exactement la place assignée par Ranvier au mince disque épais médian qu'il a décrit. Les deux figures données de cette formation transversale médiane par les deux auteurs, sont sensiblement superposables. Même situation, même étendue ; et figuration presque identique dans les deux cas fournie par deux méthodes différentes.

Il en faut conclure que Ranvier et M. Heidenhain ont probablement à la fois et raison et tort tous les deux. C'est peut-être à tort que Ranvier a admis que la bande médiane mise en évidence par sa méthode est un disque épais de même nature que les deux disques extrêmes. C'est à tort certainement que M. Heidenhain admet qu'il s'agit d'une *membrane* moyenne, continue par le travers entier de la fibre cardiaque. En tout cas, leurs deux méthodes convergent vers cette conclusion : qu'il y a là une zone transversale particulière, tenant sa place et jouant probablement un rôle, au sein du disque épais

des fibres myocardiques, dans le jeu de celui-ci. En réalité, cette bande est douée d'un chimisme particulier au sein de la zone du disque épais.

Partant de ceci qui paraît certain, on pourrait faire une hypothèse, — fût-ce uniquement en vue de provoquer de nouvelles recherches sur le sujet. Ce que nous savons présentement de la fibrille élémentaire nous conduit à envisager celle-ci comme un fil continu d'une substance isotrope; fil cloisonné, à intervalles équidistants, par des pièces transversales de charpente, répondant chacune à un disque mince d'Amici. C'est cette substance qui donne à la fibrille sa continuité, même au niveau du disque mince qui constitue une différenciation de renforcement. Elle a son chimisme propre, puisqu'elle se teint avec élection par le rouge de thiazine; appelons-la provisoirement *substance fibrillaire*.

Substance fibrillaire.

Dans toute son étendue répondant aux limites du disque épais, la « substance fibrillaire » subit tout d'abord une modification de son chimisme individuel. C'est-à-dire que dans ces mêmes limites, — là où elle est chargée de la substance propre et contractile du disque mince et où celle-ci effectue son jeu dans la contraction, — elle prend le rouge de thiazine plus intensément que dans les portions de sa continuité répondant aux bandes claires. Et là aussi, même sans coloration aucune, elle a des caractères optiques sensiblement différents. C'est ainsi que, sur une fibrille des muscles moteurs des ailes des Insectes bien exactement tendue de manière à déployer sa striation transversale au maximum et à scinder le disque épais en deux bâtonnets nettement écartés l'un de l'autre, l'intervalle de ceux-ci, répondant à la strie intermédiaire de Hensen, offre un éclat gris opalin tout à fait différent de l'aspect nettement clair des bandes isotropes traversées par le disque mince. Ceci même sur la fibrille vivante, observée dans l'albumine de l'œuf où elle continue à se contracter plusieurs heures.

Cela posé, il est parfaitement possible que, dans certaines fibrilles telles que les cardiaques, où le mode spécial suivant lequel s'exerce la contractilité exige peut-être une indépendance plus marquée des deux moitiés du disque épais, cette indépendance soit assurée, même au stade du relâchement complet de la fibrille au repos — où chacun sait que la strie intermédiaire s'efface par le retour des deux moitiés du disque épais au contact exact l'une de l'autre — par une disposition particulière de la région moyenne de la strie de Hensen. Il suffirait pour cela qu'à ce niveau, la substance fibrillaire de la strie prît un état particulier s'opposant à la diffusion parfaite de la myosine dans

l'épaisseur de la zone médiane. Cette zone serait en ce cas une assise sensiblement différenciée, pas du tout une membrane réellement cloisonnante. Et c'est en cette région déjà différenciée, bien que demeurée diffuse sur ses limites à l'inverse d'une membrane vraie, que prendraient position, dans les fibres musculaires de la patte des Insectes, les petits bâtonnets sombres constituant leur disque épais moyen, dont, jusqu'à nouvel ordre, on doit continuer à les considérer comme pourvues.

Théorie de Merkel.

Quoi qu'il en soit, les observations de M. Heidenhain (1901), non plus que celles de Marceau (1903), ne ramènent à la conception de la « double case musculaire » telle qu'elle avait été imaginée par Merkel pour donner un substratum anatomique à sa théorie bien connue de l'*inversion* de la striation transversale dans le muscle contracté. Cette théorie a exercé une grande influence dans la science. Elle a notamment suscité de nombreux travaux en vue de la recherche d'un dispositif de cloisonnement longitudinal et transversal de la substance contractile au sein des fibres musculaires striées considérées en général.

La double case n'existe pas.

Mais, de l'ensemble de ces recherches et de la critique tout à fait impartiale qu'on en peut faire, il résulte qu'un tel double cloisonnement n'existe pas. L'élément contractile, répondant à ce que nous avons appelé le « segment contractile », est simplement individualisé et d'autre part relié en série avec ses congénères, par le disque mince d'Amici occupant l'une et l'autre de ses extrémités. Et si la « zone du disque épais », constituée par le segment de la substance fibrillaire où cette dernière est occupée par la myosine, présente en son milieu et par son travers une constitution peut-être un peu particulière, elle n'y est point traversée par une véritable membrane moyenne cloisonnante, telle que l'a conçue et affirmée Martin Heidenhain.

Rappelons brièvement la théorie de l'inversion telle que la formula initialement Merkel : Il admit qu'au moment où la contraction s'opère, les deux moitiés du disque épais, jointives au repos et masquant, par leur rapprochement, la strie de Hensen (qui serait une membrane cloisonnante), se mobilisent en sens inverse vers le disque mince et l'effacent à son tour par leur rapprochement, jointif sur les limites des segments contractiles. Ainsi se trouve démasquée par le milieu de leur écart la strie de Hensen (ou membrane moyenne) ; et entre les deux segments mobilisés de ces disques minces, une bande claire apparaît, traversée par la strie de Hensen. Le muscle est contracté, mais sa striation n'a pas changé quant à son ordonnance apparente.

Nous ne referons pas ici le procès de cette théorie. Il nous suffira de rappeler une fois de plus que le changement qu'elle suppose est positivement incapable de rendre raison du raccourcissement de la fibre, lequel est unanimement constaté et constitue le phénomène essentiel de la contraction musculaire.

Nous n'insisterions pas davantage sur ce sujet, du fait même qu'il vise l'histophysiologie générale de toute fibre musculaire à contraction brusque et non un point particulier de l'histoire spéciale des fibres myocardiques, si, dans un travail paru en 1881, MERKEL n'avait pas émis une hypothèse nouvelle sur la constitution intime des disques épais. Il admet que ces disques, qui constituent la partie active des fibrilles, sont formés d'une *substance contractile anisotrope* (substance disdiaclastique) et d'une *substance fluide isotrope* ayant seule de l'affinité pour les matières colorantes (substance chromatique). C'est cette dernière substance qui, seule, se mobiliserait vers les disques minces, au moment de la contraction, pour produire l'image de la striation inversée. Alors apparaîtrait démasquée la substance réellement contractile, disdiaclastique, avec la strie grise répondant à la strie de Hensen mise de la sorte en évidence par son milieu et dans son travers. Mais à cette modification de la théorie primitive, nous pouvons répondre, avec MARCEAU, que « quelle que soit l'interprétation qu'on adopte, il est certain, qu'étant donnés la largeur de cette bande et le peu de netteté de ses bords, on ne peut la comparer à une série transversale de disques minces » (MARCEAU, 1903-*b*, p. 311, note 1).

Au contraire, ce même histologiste, sur des fibres musculaires cardiaques qu'il considère comme contractées à fond, n'a rien constaté que l'existence d'une série de bandes transversales colorées en noir par l'hématoxyline ferrique, régulièrement distancées et espacées. Et cette image, ajoute-t-il avec raison, non encore signalée par les auteurs, ne peut se comprendre que si l'on n'admet pas l'existence d'une membrane moyenne (*M*) dans le milieu et par le travers de la strie de Hensen (*H-Qh*).

Il en faut conclure que l'étude de la substance contractile, faite pour le cas particulier des fibres cardiaques des Vertébrés et de l'Homme, n'a pas apporté de changement sensible à l'ensemble de nos connaissances préalables sur le sujet. Nous ne ferons pas d'autre part, à propos du muscle cœur, la discussion des diverses théories de la contraction musculaire actuellement en cours. Ceci pour deux raisons. La première, c'est que cette question ne peut être reprise et traitée avec fruit que dans une étude sur les muscles striés considérés en général; la seconde,

c'est que le muscle cœur se prête encore moins que les muscles fasciculés aux recherches d'histologie expérimentale sur ce sujet. Il vaut mieux s'arrêter provisoirement sur cette considération, que de multiplier les hypothèses sur le mécanisme de la contraction du mode brusque. Le nombre et la diversité de ces hypothèses nous montrent d'ailleurs que, pour la solution d'un tel problème, beaucoup de documents nous manquent; et l'étude de la fibre cardiaque prise en particulier ne nous en révélant point de nouveaux, elle demeure pour le moment incapable de contribuer à fournir la solution.

§ 4. — La question du sarcolemme. — Exosarcoplasme des fibres myocardiques.

La fibre musculaire striée du myocarde des Vertébrés est-elle toujours *nue*, comme en majorité les auteurs l'ont pensé jusqu'à présent; ou bien est-elle munie d'une enveloppe marginale comparable au sarcolemme des fibres musculaires ordinaires, c'est-à-dire de celles des muscles fasciculés? Tel est un des problèmes que nous avons posés au seuil même de cette Revue générale, en annonçant que nous possédions désormais des données pour le résoudre.

Sarcolemme des fibres musculaires ordinaires.

Chacun connaît le *sarcolemme* des fibres striées ordinaires. C'est un manchon membraniforme, constitué par une substance hyaline, sans structure ni électivité histochimique déterminées. Quand une fibre musculaire s'est rompue par son travers, puis rétractée en deçà et au delà du point de rupture, le sarcolemme est mis en évidence, entre les fragments rétractés, comme un manchon vide; et ceci, parfois sur une grande longueur. Quand on plonge brusquement une Grenouille vivante dans l'eau chauffée à 55°, un grand nombre de fibres musculaires des membres se rompent. Par leur retrait énergique et subit, elles mettent le manchon sarcolemmique en évidence sur une multitude de points; et elles expriment, dans les gaines enveloppantes ainsi dégagées, une partie de leur « suc musculaire » (Ranvier, 1880).

Aucune relation histologique certaine n'existe entre la gaine de sarcolemme et le tissu conjonctif lâche intramusculaire; et cette gaine n'a jamais non plus affecté, aux yeux des histologistes qui se sont succédé, de rapports histochimiques nets avec la substance fondamentale — soit figurée, soit amorphe, — du tissu conjonctif. Elle se comporte, à ce dernier point de vue, à peu près comme la capsule des

vésicules adipeuses. C'est pourquoi sa signification a été ramenée à celle d'une *capsule* (J. Renaut, 1893). Autrement dit, le sarcolemme des fibres musculaires striées ordinaires ne serait autre chose qu'un *exoplasme*, différencié secondairement en une *membrane capsulaire*.

Rapports du sarcolemme et des lignes de disques minces.

En revanche, depuis les premiers travaux d'Amici, on sait qu'il existe des rapports incontestables entre le sarcolemme et les lignes de disques minces qui traversent, à hauteurs égales et équidistantes, les fibres musculaires des pattes des Insectes. Ceci, pourvu que leurs groupes contractiles constitutifs (cylindres primitifs de Leydig, colonnettes musculaires de Kœlliker) aient été fixés en contraction *homogène :* d'où leur striation transversale *concordante*. Et alors, on voit que, lorsque la fibre se rompt en mettant en liberté le sarcolemme sur toute l'étendue du retrait, *ce sarcolemme emporte avec lui l'impression des lignes successives des disques minces*. Autrement dit, sur la marge de la fibre, les lignes de disques minces prennent toutes insertion sur le sarcolemme.

Et le sarcolemme devient, de cette façon et avec toute évidence, partie intégrante du système de charpente intérieur à la substance contractile : c'est-à-dire du dispositif cloisonnant celle-ci, continûment de groupe contractile en groupe contractile par tout son travers, à la condition qu'elle ait été — toutefois — saisie net en attitude contractile concordante. C'est ce fait, de haute importance et qui a pu être mis en évidence même dans les fibres striées des Vertébrés, qui fut le point de départ de la conception de Ranvier, simple développement de celle d'Amici, et qui considère les disques minces comme de pures pièces de charpente au sein de la striation transversale.

Caractéristiques d'un sarcolemme.

Un corollaire direct de cette manière de voir, c'est que si l'on trouve à la périphérie d'une fibre striée quelconque un dispositif marginal répondant à cette double condition : *a*) être différencié du reste; *b*) servir de point d'attache aux lignes transversales et cloisonnantes de disques minces; on pourra conclure que ce dispositif est ou un sarcolemme, ou un homologue du sarcolemme. C'est ainsi, pensons-nous, que doit-être posée la question pour le cas particulier des fibres rameuses myocardiques.

Toutefois, avant d'aborder par l'exposé des faits la discussion de cette question, il nous faut préalablement rappeler ce qu'on sait actuellement des rapports des disques minces entre eux par le travers d'une fibre striée fixée dans sa forme, c'est-à-dire arrêtée net en un stade quelconque de contraction concordante; ou bien, pour

s'exprimer encore plus clairement, dans une fibre dont les divers éléments contractiles longitudinaux (faisceaux fibrillaires individualisés — cylindres de Leydig — rubans ou feuillets contractiles), ont été surpris juste au même stade de repos, de contraction incomplète ou de contraction intégrale : et non pas dans une attitude contractile variable dans chacun d'eux, comme il arrive presque certainement dans l'expérience du muscle « fixé-tendu-contracté » de Ranvier (1880). Nous avons dit en effet que, dans ce cas, les diverses individualités contractiles d'une même écorce musculaire entrent en jeu pour leur propre compte sous l'influence de l'excitation par le liquide, qui les fixe aussitôt après ; et qu'ils montrent dès lors, par le travers de la fibre entière, une striation transversale sensiblement discordante.

Dans une fibre au repos absolu, ou bien contractée à fond de façon homogène, on peut voir que les lignes de disques minces sont sensiblement continues par le travers entier de la fibre. Sur les limites des segments contractiles successifs, ces lignes dessinent une série de parallèles à peine ondulantes. Et l'analyse histologique montre aussi que, dans les fibrilles les plus fines qu'on peut dégager par la dissociation, les disques minces, ayant la figure chacun d'un grain allongé disposé transversalement, débordent et s'accolent par leurs extrémités de fibrille à fibrille. Ceci se poursuit de faisceau fibrillaire à faisceau fibrillaire, de cylindre primitif à cylindre primitif, etc. Ainsi de suite par tout le travers de l'écorce entière. Par ce travers, les disques minces interceptent donc des cloisons. Pour former celles-ci, qu'est-ce qui les tient non seulement jointifs, mais encore — du moins jusqu'à un certain point — sinon soudés, mais collés entre eux?

Cette question est difficile à résoudre ; en lui-même le fait est certain. Nous sommes de ceux qui, dans un muscle strié, ont tenté de résoudre la substance contractile en ses fibrilles élémentaires primitives, et avons imaginé pour cela l'une des méthodes qui réussit le mieux (J. Renaut, 1893, p. 632). Or, il est facile de voir que là où, dans un faisceau fibrillaire, une ou plusieurs fibrilles s'écartent en Y du reste du faisceau, l'angle de divergence qu'elles forment a toujours pour sommet l'interligne de deux disques minces, sombres et comme tracés à l'encre, entre les extrémités desquels existe un petit trait de ciment grisâtre, qui s'est sensiblement élongé avant de se rompre.

Et de fait, les disques minces sont réunis et soudés par leurs extrémités, en séries transversales, par une substance un peu différente du disque mince lui-même. Cette substance est tenace, un peu plus élas- Soudure des disques minces en séries transversales.

tique toutefois que le disque mince. Mais cette élasticité, dans les fibres striées fixées par l'acide picrique, par exemple, atteint facilement sa limite. C'est alors que la rupture se produit et que les disques minces se séparent les uns des autres. La substance unissante est d'ailleurs d'autant plus homogène, tenace et solide, qu'elle unit les disques minces dans un groupe d'éléments contractiles plus petit. Elle se dissout facilement à l'étuve entre les cylindres primitifs, beaucoup plus difficilement au sein des faisceaux fibrillaires (*fibrilles histologiques* des auteurs). Si donc elle est *continue* par tout le travers de l'écorce contractile et suivant les lignes parallèles de disques minces parcourant celle-ci, elle n'y est pas en revanche partout *homogène*.

G. Retzius (Zur Kenntniss der quergestreifen Muskelfaser, *Biologische Untersuchungen*, 1881, p. 1-29) a décrit depuis longtemps, sur les muscles du Dytique étudiés par la méthode de l'or, un réseau formé de fines membranes, dirigées non seulement dans le sens longitudinal entre les colonnettes musculaires, mais semblant de prime abord cloisonner aussi ces dernières : 1° au niveau du disque mince ou intermédiaire d'Amici ; 2° au niveau de la strie intermédiaire de Hensen. En 1890 (Muskelfibrille und Sarkoplasma, *Biol. Unters. von Retzius*) il a attribué avec raison cette disposition à des différenciations particulières du sarcoplasma intercontractile, et non plus à un système de cases, excluant, comme l'avaient soutenu Carnoy, Melland, van Gehuchten, Marshall et Ramón y Cajal, la préexistence des fibrilles. Il nous semble également qu'il faut admettre que le sarcoplasma subit, dans le sens transversal, des modifications déterminées et régulières. Au niveau des lignes de disques minces, il prend une constitution plus homogène ; il se condense et noie ceux-ci dans une bande tranversale qui prend en quelque sorte entre eux les caractères d'un ciment. Il le fait également, bien qu'à un moindre degré, au niveau des stries de Hensen dans les interlignes des fibrilles ; de façon à soutenir, dans le sens transversal, les zones de disques épais consécutifs en leur point le plus faible. Dans cette conception, il y aurait à un certain degré un dispositif de charpente produit, au sein de la substance contractile, par la densification du sarcoplasma plus accusée suivant une série de bandes transversales.

Chimisme spécial de la ligne des disques minces.

C'est au niveau des lignes transversales de disques minces que cette densification est le plus marquée. Elle s'y accompagne également, sur les fibres myocardiques, d'une différenciation histochimique. C'est seulement ainsi qu'on peut expliquer ce fait, mis au jour par l'action de l'hématoxyline au vanadium après longue fixation au sublimé,

énoncé par M. Heidenhain ; à savoir que, dans ce cas, la ligne des disques minces dessine par le travers de la fibre *un trait bleu continu*, formé par conséquent de tous les disques minces et de tous leurs interlignes cimentaires, unifiés et comme fondus en une formation cloisonnante qui paraît continue, parce que disques minces et interlignes affectent un même chimisme électif en présence de l'hématoxyline vanadique. — Nous ajouterons que c'est probablement à une variation histochimique du sarcoplasma analogue, survenue à leur niveau, que les stries de Hensen doivent les apparences — d'ailleurs incertaines — qui ont conduit M. Heidenhain à affirmer l'existence d'une membrane moyenne (*M*).

Tout ceci est, si l'on veut, de la pure critique histologique ; mais celle-ci était nécessaire pour apprécier les faits. Disons d'abord que jusqu'à présent personne n'a posé la question de l'existence du sarcolemme, ni d'aucune formation analogue, sur le pourtour : *a*) des fibres musculaires embryonnaires et fœtales ; *b*) sur le pourtour des fibres myocardiques des Vertébrés inférieurs où celles-ci gardent les caractères soit embryonnaires, soit fœtaux indéfiniment. Il en est autrement pour les fibres myocardiques des Vertébrés à sang chaud, Oiseaux et Mammifères, qui ont acquis le degré supérieur de leur développement.

Les fibres myocardiques embryonnaires et celles des Vertébrés à sang froid n'ont pas de sarcolemme.

C'est Ramón y Cajal (Textura de la fibra muscular del corazon, *Revista trimestrial de histologia normal y patologica*, 1er mai 1888) qui, incontestablement, eut le mérite d'appeler l'attention sur un dispositif marginal régnant sur le pourtour des fibres cardiaques, et plus ou moins comparable au dispositif sarcolemmique des fibres striées ordinaires. Auparavant, chacun était d'accord pour considérer les fibres cardiaques comme absolument nues. Telle demeura du reste à leur sujet l'opinion de von Ebner jusqu'à ces tout derniers temps (von Ebner, 1902). Cajal décrit ce dispositif comme consistant en de petits arceaux, insérés aux disques minces et formant un feston entre ces disques minces consécutifs, tout du long de la fibre cardiaque.

Dispositif marginal des fibres cardiaques des Vertébrés à sang chaud.

Oestreich (1894), dans son travail sur la fragmentation des fibres cardiaques, fit remarquer que dans ce cas, il devient souvent évident que ces fibres possèdent une enveloppe propre, — « une espèce de sarcolemme ». On voit en effet, dit-il, que, malgré la rupture totale de la substance musculaire striée au niveau du point fragmenté, il ne s'est pas fait une séparation complète entre les fragments. Il reste entre eux une substance continue, légèrement striée longitudinalement, granuleuse et ne renfermant aucun noyau. Cette substance les relie et, là où ils sont le plus écartés les uns des autres, elle paraît affaissée et donne l'impression d'une gaine vide de son contenu

Manchons d'Oestreich.

et revenue sur elle-même. Jusqu'à quel point, d'ailleurs, cette formation peut elle être identifiée au sarcolemme des fibres ordinaires? C'est ce sur quoi Oestreich ne se prononce pas. Il conclut simplement qu'au pourtour des fibres cardiaques, il existe une enveloppe différenciée du reste de la fibre, et que la fragmentation pathologique de celle-ci la met en évidence.

Festonnement de la ligne marginale des fibres myocardiques (Hoche).

Hoche (1897), sur des coupes du cœur d'un supplicié fixé par le sublimé, colorées par la laque ferrique de M. Heidenhain, et surtout des coupes longitudinales teintes au kernschwartz, au mélange triacide d'Ehrlich ou même simplement à l'hématoxyline, constata que les fibres cardiaques ont un bord festonné très régulier. Les festons tranchent en clair sur le fond coloré de la préparation. Ils sont dessinés par une ligne très mince et très nette, qui court le long de la fibre musculaire en contractant avec elle des attaches très régulières.

Attache des festons aux disques minces.

« Chacun des festons de cette bordure est, en quelque sorte, un arceau dont chaque extrémité correspond à un disque mince, et dont la concavité comprend tout le *segment musculaire primitif*. Ces festons en se succédant l'un à l'autre constituent ainsi, le long de la fibrille marginale, une ligne ondulée régulière contractant avec elle de fines adhérences au niveau des disques minces. — Les coupes transversales montrent clairement, elles aussi, une ligne analogue qui les circonscrit. Elles présentent également une bordure ondulée, mais dont les festons sont moins accentués. Chaque feston comprend dans sa concavité un faisceau de fibrilles. » (p. 166-167.)

De cette observation tout à fait remarquable, l'auteur conclut que, si l'on compare les aspects fournis par la ligne marginale festonnée et les dessins des auteurs qui (il faudrait dire à partir d'Amici) représentent le sarcolemme des fibres musculaires striées ordinaires, il conviendrait de la considérer comme l'homologue d'un sarcolemme vrai, quelle que soit d'ailleurs la nature essentielle du sarcolemme. En tout cas, elle demeure, aux yeux de Hoche, l'expression d'une membrane distincte, mince, homogène, entourant marginalement la fibre musculaire cardiaque. De plus, cette membrane ne semble pas avoir de relation de continuité avec le tissu conjonctif interstitiel. — Nous ferons remarquer un fait important : c'est qu'en aucune façon, Hoche n'a pu observer une séparation nette de la membrane qu'il assimile à un sarcolemme, avec la fibre enveloppée. Partout elle fait corps avec la marge de celle-ci; à l'inverse du sarcolemme vrai qui en est séparable, bien qu'il emporte, en s'en dégageant, l'empreinte de l'insertion sur lui des disques minces parvenus à son contact.

Glaser (1898) a pris pour point de départ le travail d'Oestreich. Après avoir très minutieusement discuté les causes des erreurs que l'on peut commettre, il effectue la fixation des fragments de myocarde dans le sublimé corrosif avec de 30 à 60 p. 100 d'alcool absolu. Puis il colore les coupes, faites après inclusion dans la paraffine, par le picrocarminate à 1 p. 100 pendant vingt-quatre heures ; il les examine ensuite dans la glycérine. Il obtient de la sorte, entre les fragments des fibres myocardiques, une sorte de pellicule en forme de manchon, colorée en jaune ou en jaune rougeâtre, assez ordinairement doublée d'une mince couche de substance granuleuse, vaguement ou même nettement striée. Cette couche représente la partie la plus périphérique de la substance contractile emportée par le manchon, avec lequel elle fait donc exactement corps. Il conclut que, dans le myocarde atteint de fragmentation, les fibres cardiaques possèdent une espèce particulière d'enveloppe qui y devient, en ce cas, plus évidente que dans un myocarde normal. Cette enveloppe est beaucoup plus délicate que le sarcolemme des muscles du squelette. Le travail d'Oestreich et celui de Glaser, visant d'ailleurs des fibres musculaires cardiaques pathologiques, ne faisaient faire à la question du sarcolemme aucun pas en avant. Il en fut tout autrement de celui de Martin Heidenhain (1901), absolument confirmatif d'ailleurs du travail de Hoche.

Travail de Martin Heidenhain.

M. Heidenhain montre, en effet, qu'après une fixation lente et prolongée au sublimé, l'hématoxyline vanadique exerce sur la pellicule enveloppante des fibres cardiaques, mise en évidence par Hoche quatre ans auparavant, une action élective particulière. *Elle se colore en bleu indigo pur et intense* par ce réactif. De plus, les lignes transversales de disques minces (*Dm-Z*) qui adhèrent sur la marge des fibres cardiaques aux festons rentrants de la pellicule enveloppante colorée en bleu, se teignent elles aussi en bleu intense, de façon à dessiner, par le travers des fibres cardiaques, chacune un *trait bleu continu*. Tout le reste de la substance contractile est coloré différemment, — variablement de l'orange au brun sépia. Quant au tissu conjonctif interfasciculaire, il apparaît également coloré en bleu indigo plus ou moins foncé (*fig. 15*).

La pellicule enveloppante est une différenciation du sarcoplasme.

Toutefois, avec une critique parfaitement judicieuse de sa propre préparation, M. Heidenhain ne tire pas de ce dernier fait la conséquence que la pellicule enveloppante soit une dépendance du tissu conjonctif, ni même une formation d'origine connective. Il admet qu'*elle est constituée par une simple pellicule protoplasmique*. Elle

consiste en une différenciation marginale du sarcoplasma sous forme d'une assise nettement distincte du reste de celui-ci, bien qu'elle continue à faire corps avec lui. Il en résulte une formation envelop-

fig. 15. — Le « sarcolemme marginal » et les « sarcolemmes intermédiaires » des fibres myocardiques, dans leurs rapports avec la ligne des disques minces et les « bandes intercalaires » (*bandes striées scalariformes*); d'après MARTIN HEIDENHAIN (1901).

Cœur d'Homme adulte. Fixation prolongée au sublimé, hématoxyline au vanadium.

pante distincte, gardant les mêmes relations avec la substance contractile que le sarcolemme vrai des fibres striées ordinaires, mais en différant par un point essentiel. Bien que d'une épaisseur saisissable, et devenant même séparable de la fibre le long de celle-ci dans

certaines conditions, elle reste dépourvue de cette couche superficielle spéciale, élastique, « presque chitineuse » que l'on rencontre partout dans le sarcolemme des muscles du squelette et qui caractérise cette formation même. A partir de ce point, vient l'hypothèse. Tandis que l'enveloppe marginale des fibres cardiaques, acquise seulement par celles-ci chez les animaux à sang chaud adultes (sauf quelques grands Sauriens), reste arrêtée dans son développement au simple degré d'une membrane limitante protoplasmique, cette même enveloppe continue à évoluer au pourtour des fibres striées ordinaires. Elle subit la transformation rigide; elle s'enroidit et, à sa surface, il se forme une membrane élastique solide qui, cependant, demeure toujours en continuité avec la couche protoplasmique sous-jacente. Cette hypothèse, qui, si elle était analytiquement vérifiée, jetterait un jour certain sur la signification du sarcolemme, et la préciserait dans le sens que nous lui avons nous-même attribué — celui d'une *capsule*, conduirait à penser que l'enveloppe différenciée des fibres musculaires cardiaques est un *sarcolemme resté embryonnaire*. Celle des fibres ordinaires répondrait seule à un *sarcolemme adulte*.

Ce serait un sarcolemme resté embryonnaire.

Cela posé, cytologiquement parlant, il est évident que la membrane enveloppante différenciée des fibres cardiaques, dont on ne peut davantage discuter l'existence, est une formation exoplastique du sarcoplasma marginal. Nous proposons donc de lui donner désormais le nom d'*exosarcoplasme* (1), pour la distinguer dans le discours du *sarcolemme* vrai particulier aux fibres striées ordinaires. Il n'y a en effet aucun avantage à désigner, en histologie, deux choses ayant probablement l'une et l'autre la même origine mais montrant à part cela de notables différences, par un mot unique qui peut faire à tort préjuger qu'elles sont complètement identiques.

Exosarcoplasme.

La différenciation histochimique dont l'exosarcoplasme a été l'objet, et qui le rend colorable avec élection par l'hématoxyline vanadique, se poursuit, avons-nous dit, sur les lignes transversales de disques minces parcourant la substance contractile. Marceau fait remarquer avec raison qu'une telle apparence de trait bleu continu, alors qu'on voit très bien que les disques minces sont des unités dis-

(1) Ce mot est rigoureusement exact, car il signifie différenciation exoplastique du sarcoplasma (c'est-à-dire du protoplasma intercontractile). Quand on l'emploiera, on saura qu'il s'agit d'une formation ayant avec les éléments de la fibre striée les mêmes rapports que le sarcolemme, mais différant de celui-ci en ce qu'elle consiste en une différenciation du protoplasma n'ayant pas subi l'évolution élastique; tandis qu'en revanche elle a gardé un chimisme autonome, qui la rend capable par exemple de se colorer par l'hématoxyline vanadique : ce que ne fait point le sarcolemme vrai, évolué en un manchon distinct, élastique et facilement isolable.

tinctes accolées en ordre linéaire transversal seulement par leurs extrémités, suppose que ces disques d'Amici sont reliés en telle ordonnance par une mince nappe de sarcoplasma qui les noie, laquelle a subi la même évolution que l'enveloppe marginale. Il s'ensuit que le domaine de l'exosarcoplasme s'élargit; car il s'étend de la sorte, comme nous l'avons fait prévoir un peu plus haut, dans toute l'épaisseur de la substance contractile. Il y complète le dispositif de la charpente en venant renforcer et rendre davantage permanentes les lignes transversales de disques épais. C'est avant tout un dispositif assurant l'homogénéité de la contraction musculaire; et jusqu'à un certain point, c'est un obstacle à la mise en jeu de la fibre sous forme de ce que nous avons appelé la « contraction discordante (1) ».

Protoplasma axial, sarcoplasma et exosarcoplasma.

Envisagé de cette façon, l'exosarcoplasme prend une position à la fois intéressante et très importante dans le dispositif général des fibres cardiaques. Celles-ci gardent pour leur vie individuelle une réserve de protoplasma nutritif: le *protoplasma axial*. Elles différencient leur substance contractile au sein d'un protoplasma déjà devenu spécial: le *sarcoplasma* (protoplasma intercontractile). Elles édifient à leur périphérie comme une enveloppe, et par leur travers, sous forme de bandes unissantes des disques minces, une forme encore plus particulière du protoplasma : l'*exosarcoplasma*, dont le sarcolemme vrai des fibres striées ordinaires semble bien être une différenciation secondaire poussée à son terme supérieur pour fournir à ces fibres leur véritable capsule.

Nous avons dit déjà que quelques auteurs seulement, parmi ceux qui admettaient l'existence d'un sarcolemme sur les fibres myocardiques, attribuaient à cette formation une signification conjonctive. Tel WINKLER (1867), qui en faisait une dépendance du périmysium entourant les fibres cardiaques comme d'un filet délicat. De HOCHE à M. HEIDENHAIN

(1) Nous disons à dessein *davantage* permanentes et non pas permanentes tout court. Il ne faut pas oublier ce que nous avons fait voir, par ce qui arrive dans la fixation d'un muscle tendu et contracté faite à l'aide d'une injection interstitielle d'acide osmique. On sait que, dans ce cas, la fibre est fixée en contraction très souvent et aussi *variablement* discordante. Ceci veut dire que les éléments individualisés de la substance contractile (cylindres primitifs, etc.) excités variablement et pas tous au même moment, se contractent chacun pour son compte au sein de la fibre entière, et sont fixés un instant après chacun dans une attitude de contraction un peu différente.

Or, s'il y avait par le travers de cette fibre des cloisons transversales *immuables* et *permanentes*, répondant aux lignes de disques minces et au vernis exosarcoplastique qui les relie, le jeu individuel des cylindres primitifs dont nous venons de parler ne saurait se concevoir. Il faut donc que, sur les limites au moins des diverses unités contractiles d'une seule et même écorce musculaire, l'exosarcoplasma unitif — qui en somme est une substance tenace, mais molle et ductile, — garde une certaine plasticité permettant le déplacement; ou bien qu'il se reforme aisément après chaque contraction discordante, toujours exceptionnelle et anormale d'ailleurs.

et eux-mêmes compris, personne n'est plus de cet avis. Toutefois, la question méritait d'être tranchée : puisque l'hématoxyline vanadique teint en bleu indigo plus ou moins accusé les éléments du tissu conjonctif interfasciculaire cardiaque tout aussi bien que l'exosarcoplasme lui-même. Pour cela, nous avons traité des coupes du myocarde par la double coloration au ponceau de xylidine, qui teint la substance contractile en jaune, et le picro-bleu qui colore avec une élection parfaite le tissu conjonctif en bleu, suivant les élections aujourd'hui bien connues du bleu de méthyle acide (1). Sur de pareilles préparations, on voit le tissu conjonctif interfasciculaire dessiner, entre les fibres rameuses myocardiques, une série de membranules discontinues et fenêtrées pour le passage des vaisseaux. Elles sont colorées en bleu et parcourues par des éléments délicats de la trame connective teints en bleu plus foncé. Chacune d'elles envoie au pourtour des fibres cardiaques des enveloppements particuliers, les *manchons conjonctifs pellucides* que nous mentionnons plus loin. Ces manchons n'ont absolument pas la signification d'un sarcolemme. Après avoir embrassé la fibre sur tout son pourtour ou seulement sur un côté, ils la quittent et laissent à nu sa surface, limitée par un trait continu, festonné, teint comme les lignes de disques minces en jaune foncé. Ce trait répond seul à leur exosarcoplasme. Il ne se teint pas électivement en bleu en présence du bleu de méthyle acide, réactif par excellence des formations connectives. C'est donc bien là un exoplasme cellulaire différencié tout comme la capsule adipeuse en est un, et non point une formation connective. Nous sommes par conséquent, à ce point de vue, de l'avis de Hoche, de M. Heidenhain et de Marceau.

L'exosarcoplasme règne, continu, sur tout le pourtour des fibres rameuses myocardiques, bien que, comme l'a fait remarquer Glaser, il ne soit pas visible autour de toutes. Marceau donne pour raison de ce fait (1903-*b*, p. 267-268), qu'il est en ce cas décollé et entraîné par la paroi des vaisseaux capillaires ou le tissu conjonctif dans leur mouvement de rétraction. Il a figuré cette disposition (*fig. 16*), dont nous discuterons la signification en décrivant les manchons pellucides.

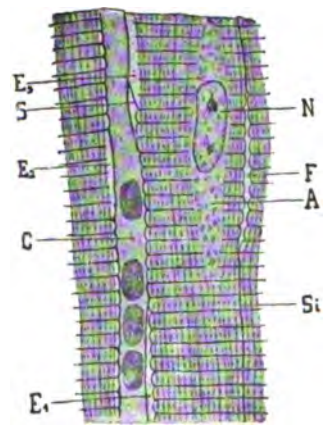
Exosarcoplasme intermédiaire (sarcolemme intermédiaire de M. Heidenhain).

Exosarcoplasme intermédiaire (Tochtersarcolem de M. Heidenhain). Outre l'exosarcoplasme périphérique et ses expansions transversales à travers la substance contractile suivant les lignes des disques minces, il existe encore, comme l'a fait remarquer le premier M. Hei-

(1) G. Dubreuil, *C. R. de l'Association des Anatomistes*, VIe réunion. Toulouse, avril 1904.

DENHAIN, des exosarcoplasmes « intermédiaires » ou « secondaires » tapissant les fentes longitudinales qu'on observe fréquemment, en apparence à l'intérieur de fibres myocardiques. En réalité, ces fentes répondent à un point où la fibre va commencer à se brancher en Y ou en T. Au point où les lèvres de ces fentes se joignent, les exosarcoplasmes qui les tapissent s'accolent l'un à l'autre pour n'en plus former qu'un seul qui se prolonge sur la fibre redevenue nettement indivise ; ceci en général jusqu'au niveau d'une bande transversale scalariforme, parfois cependant un peu au delà.

fig. 16. — Fibres cardiaques d'un muscle papillaire du ventricule gauche du Bœuf (fixation au sublimé acétique, coloration par l'hématoxyline au vanadium). D'après MARCEAU (1901-*b*).



19

Cette figure met en évidence la formation considérée par M. HEIDENHAIN et par MARCEAU comme un sarcolemme; et, selon MARCEAU, elle met en évidence la cause de son « *absence apparente* » le long de certaines fibres ou portions de fibres.

N, noyau musculaire dans l'axe d'un fuseau de protoplasma granuleux; — *F*, fente longitudinale comprise dans l'intérieur d'une fibre cardiaque dont les lèvres sont tapissées par deux « sarcolemmes intermédiaires » *Si*; — *C*, capillaire sanguin compris entre deux branches musculaires. En certaines régions, ses parois sont accolées au « sarcolemme » des fibres cardiaques qui sont à droite et à gauche, tandis que dans d'autres il en est séparé, *E1* ; — en *E2*, *E3*, la paroi rétractée du capillaire a entraîné le « sarcolemme » qui s'est séparé des disques minces où il s'insérait ; ces derniers font alors une légère saillie sur le contour apparent de la fibre.

S, « sarcolemme » se détachant de la fibre pour s'accoler à la paroi du capillaire. *Il s'agit évidemment ici de mouvements qu'on ne peut bien comprendre qu'avec la notion des manchons pellucides fournis aux fibres musculaires par le tissu conjonctif.*

M. HEIDENHAIN fait à ce point de vue observer ceci : D'une part, les grandes fentes (répondant conséquemment à un étage de la coupe du myocarde où la division des deux fibres myocardiques est déjà nettement accusée) se ferment ordinairement au point où elles rencontrent une bande intercalaire droite. En revanche, la fente se poursuit entre les deux fibres au delà de cette bande, lorsque la bande se poursuit, par le travers de l'ensemble des deux, sous forme d'un trait transversal en pas d'escalier. Et c'est là, dit-il, un fait général, partout renouvelé, que, dans le trait à disposition scalariforme, entre deux marches de l'escalier figuré par celle-ci, la ligne longitudinale répondant au *pas*

soit occupée par une fente plus ou moins importante. La formation de ces fentes serait d'ailleurs facile à comprendre si l'on admet que, entre deux marches du trait scalariforme, il existe une discordance de la striation transversale : c'est-à-dire qu'à droite et à gauche les cylindres primitifs ne sont plus en striation, c'est-à-dire en contraction habituelle concordante. Telle serait l'origine de la fissuration, puis de la subdivision des fibres primitivement uniques en branches-filles. Sur les points où cette subdivision tend à se produire, se formeraient les fentes. Ce sont là des hypothèses. Le fait auquel il convient de s'arrêter, c'est que l'exosarcoplasme d'une fibre myocardique mère, c'est-à-dire qui va se subdiviser en deux fibres secondaires ou filles, d'unique qu'il était sur la fibre mère, se dédouble pour se poursuivre sur les fibres-filles en les entourant.

CHAPITRE II

LE TRAIT D'EBERTH. — BANDES SCALARIFORMES STRIÉES

Découverte d'Eberth.

Le *trait scalariforme* découvert par Eberth (1866) sur le travers des fibres myocardiques des Vertébrés supérieurs et de l'Homme, est un point de leur structure qui leur est particulier. On n'en a jamais constaté l'existence, ni même — jusqu'ici — celle d'une disposition qu'on puisse considérer comme son homologue, dans les fibres musculaires striées d'aucun muscle fasciculé. De plus, il résulte de l'enquête récemment faite à ce sujet, tant que ce trait n'existe pas tant par le travers des fibres myocardiques embryonnaires des Oiseaux et des Mammifères où il apparaîtra plus tard, que dans celles des Vertébrés à sang froid qui gardent indéfiniment une constitution embryonnaire ou fœtale. Chacun sait qu'on a considéré jusqu'à ces derniers temps le trait d'Eberth comme une ligne de ciment, *séparant les uns des autres* et d'autre part *attelant les uns aux autres* les « segments de Weismann », c'est-à-dire les cellules musculaires cardiaques courtes qui, par leur union, intercepteraient les fibres rameuses myocardiques. Le fait qu'une telle ligne de ciment, qu'on pouvait à juste titre considérer comme la trace permanente de l'union de cellules myocardiques primitivement distinctes, manque dans tous les myocardes embryonnaires ou demeurés indéfiniment tels, établit naturellement une présomption en défaveur de la conception courante : c'est à savoir celle qui considérait la musculature du cœur comme résultant du concours d'innombrables myoblastes courts, plus ou moins rameux et secondairement soudés entre eux pour former les fibres myocardiques.

Les fibres myocardiques embryonnaires ou fœtales n'ont pas de trait d'Eberth.

D'autre part, en histologie non plus qu'en aucune autre science, aucun fait positif n'est annulé par des considérations théoriques. C'est un fait incontestable que, sous le microscope, on voit la potasse à 40 p. 100 attaquer par son travers une fibre myocardique saine suivant la ligne même du trait scalariforme, préalablement mis en évidence par l'imprégnation au nitrate d'argent (J. Renaut, 1893). Et c'est un autre fait que, dans l'état pathologique que nous avons désigné sous le nom de *dissociation segmentaire*, les segments de forme irrégulière en lesquels se résout spontanément alors la fibre myocardique sont mollement reliés par une bande claire occupant la place d'un trait d'Eberth, ou même se séparent par dislocation de cette bande sur le vivant, pour apparaître au sein du myocarde et suivant des foyers plus ou moins circonscrits, comme les dés d'un jeu de dominos qu'on aurait brouillés (P.-A. Durand, 1879; J. Mollard, 1889). — On en doit conclure que, si le trait scalariforme n'est pas une ligne de ciment intercellulaire, ni même un trait de démarcation secondairement édifié sur les limites des différents segments de la fibre rameuse myocardique chez les Vertébrés supérieurs et à un certain âge, ce trait répond néanmoins à une formation histologique qu'il s'agit sans doute de définir plus exactement, mais non pas du tout à une simple figuration artificielle.

La dissociation des fibres myocardiques s'opère suivant le trait d'Eberth.

Le trait d'Eberth considéré comme une figuration artificielle.

Telle n'a pas été cependant la manière de voir de von Ebner (1900). Reprenant une opinion déjà ancienne de Wagener (1872) (1), il admet : 1° que les prétendues lignes cimentaires visibles dans les préparations à l'argent proviennent de plis ou de déchirures du périmysium délicat qui entoure les fibres cardiaques. Au niveau de ces déchirures, l'argent se réduirait. De la sorte, les lignes de cette première espèce consisteraient en des déchirures de l'enveloppe connective de la fibre, et demeureraient purement extérieures à la substance contractile de celle-ci. Après l'action de la picrofuchsine, la substance contractile est colorée en jaune et le périmysium en rose. Partout où la gaine connective de la fibre demeure continue, il en résulte une teinte orangée. Là où cette gaine est rompue, on voit un trait clair irrégulier. Et la concordance des lignes où, par la potasse à 40 p. 100, s'opère la résolution des fibres myocardiques en segments, avec les traits transver-

(1) Wagener combattit l'opinion soutenue par Eberth. Il admit que les stries claires qu'on voit de distance en distance par le travers des fibres myocardiques répondent : (*a*) soit à des ondes de contraction arrêtées par la mort brusque de la fibre (fixation) ; (*b*) soit a de legers épaississements des fibres précédant ces mêmes ondes de contraction ; (*c*) soit enfin a des fissurations transversales de la substance contractile provenant de ce que, lors de la mort, certaines fibres en se contractant énergiquement mais de façon inégale, se plissent ou se rompent.

saux précités, s'expliquerait par ce fait que l'action de la potasse se porte en premier lieu et plus énergiquement là où le périmysium a été rompu. Cela arrive surtout aux angles de bifurcation des fibres, où aussi l'on observe fréquemment les traits transversaux.

2° Les autres lignes « cimentaires » qui, contrairement aux précédentes, existent réellement dans la substance contractile, et que Przewoski (1893) puis Hoche (1897) ont décrites comme des « ponts intercellulaires » ou des « zones de bâtonnets », ne seraient, pour von Ebner, que des *stries d'épaississement*, qui apparaissent lors de la mort des fibres par suite des contractions anormales désignées par Exner et Rollett sous le nom de « contractions de plissement » (*Schrumpfcontractionen*). Telle serait également l'origine de la lésion nommée par nous *dissociation segmentaire*. A ce dernier point de vue, von Ebner ne fait que répéter l'explication fournie par von Recklinghausen (1890) qui, considérant la dissociation segmentaire comme incompatible avec la vie, en faisait théoriquement et d'emblée une lésion agonique.

von Ebner fait d'ailleurs remarquer avec raison que jamais, dans aucun myocarde embryonnaire, on n'a pu mettre en évidence de jeunes cellules musculaires coupées transversalement et soudées ainsi en séries les unes derrière les autres. Toutes les cellules musculaires qu'on peut alors — ou qu'on croit — isoler, sont longuement effilées à leurs extrémités ou munies de branches latérales également pointues. Chez les larves de Salamandre, Flemming (*Ergebnisse* d'*Anatomie*, Bd VII, p. 425,-1897) n'a rien constaté dans le myocarde, sinon un réseau continu et à larges mailles de fibres nettement striées déjà. Chez la Grenouille, même réseau ; mais çà et là des cellules fusiformes isolées; et de même chez les Mammifères. Ce sont là de bons motifs, en effet, d'admettre qu'il n'y a pas originairement de soudure transversale des myoblastes embryonnaires pour former les fibres myocardiques. Mais cela n'est pas, d'autre part, une raison pour soutenir que le trait scalariforme est une figuration artificielle.

Mise en évidence du trait d'Eberth par la méthode de l'argent.

Il est bien facile, sur un cœur de grand Mammifère battant encore, d'imprégner d'argent, soit à travers l'endocarde sur un pilier, soit à travers le péricarde sur toute la surface, un grand nombre de traits scalariformes d'Eberth. On n'a ainsi rien déchiré ni dévié dans le dispositif myocardique. On sait, d'autre part, qu'il n'y a pas ici à faire entrer en ligne de compte, en tant que cause d'erreur, la contraction de plissement (*Schrumpfcontraction*); car on sait maintenant très bien que toute fibre myocardique s'arrête et meurt en état de relâche-

ment, comme l'a indiqué Marceau (1903-*b*) (1). — Dans ces con-

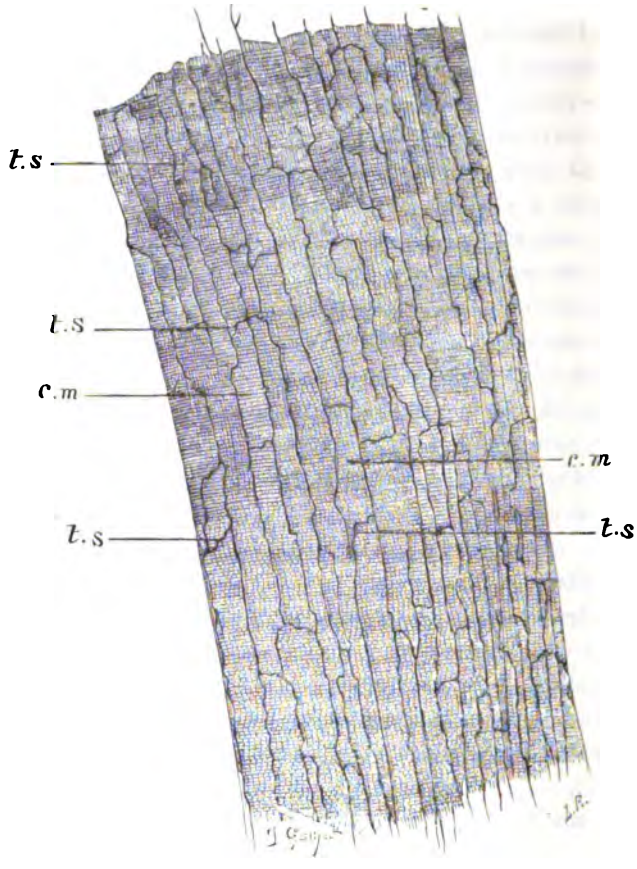


fig. 17.— Surface d'un muscle papillaire du ventricule gauche du Mouton. Imprégnation de nitrate d'argent pour mettre en évidence les *Traits scalariformes d'Eberth.* — D'après J. Renaut (*Traité d'Histologie pratique*, t. I, 1893).

t. s. Traits scalariformes: — *c. m*, Segments des fibres myocardiques intermediaires aux traits scalariformes consécutifs, et considéres comme des cellules musculaires cardiaques.
On voit que la réduction de l'argent s'est faite sur les interlignes longitudinaux des fibres cardiaques, tout aussi bien que par leur travers sur les traits d'Eberth.

ditions, on peut observer une imprégnation par le nitrate d'argent

(1) Depuis très longtemps, j'ai pu observer que si l'on décapite un animal (Lapin, Chien) et qu'on ouvre aussitôt la poitrine pour observer le cœur, on voit s'arrêter celui-ci constamment en *diastole et demeurer tel tant que la fibre musculaire continue à vivre* (c'est-à-dire à être excitable). Le cœur est pendant tout ce temps absolument flasque. Ce n'est que lorsque plus tard survient la rigidité cadavérique que le cœur prend l'attitude de l'hypertrophie concentrique. C'est probablement en ce dernier mouvement que, sur le parcours d'une même fibre, la substance contractile se fixe en des états de striation tres divers.

d'une ordonnance admirable. Les traits scalariformes sont marqués — sur la ligne toujours des disques minces — d'une façon nette à des distances variables par le travers des fibres (lesquelles près de la surface sont à peu près exactement jointives entre elles). *Il semble même que, sur sa périphérie, le plan musculaire soit limité par des champs analogues à ceux d'un endothélium.*

Dispositif pseudo endothélial révélé par la méthode de l'argent.

Cette apparence est décevante; elle a été la cause d'une erreur grave. C'est à ce dispositif *pseudo-endothélial* qu'il faut, en effet, imputer la signification lymphatique attribuée aux fentes de Henle, limitées comme on le verra par des plans musculaires. Leurs parois semblent tapissées par un endothélium quand on les a fixées déployées par une injection du mélange osmio-argento-picrique. Il n'y a eu en réalité d'imprégnés que les traits d'Eberth et les intervalles des fibres myocardiques — et point du tout un endothélium lymphatique, qui n'existe pas. Nous reproduisons ici, pour illustrer ce fait, une figure absolument superposable, d'ailleurs, à celle donnée par Eberth et relative au même objet (*fig. 17*).

Critique des préparations par la méthode de l'argent.

Seulement, Eberth et nous-mêmes (J. Renaut, 1893) avons eu le tort de ne pas faire exactement la critique de nos préparations. D'une part, il fallait voir que la ligne d'imprégnation ne se poursuivait pas, *comme une nappe continue*, par toute l'épaisseur de la substance contractile à son niveau. D'autre part, il fallait remarquer : 1° que les *pas* de l'escalier dessinés par l'imprégnation n'étaient pas électivement imprégnés d'argent, mais bien les *paliers* seuls; 2° que les interlignes des fibres musculaires, jointifs quand ils sont rassemblés en surface, étaient au contraire seuls imprégnés. *La substance collagène du tissu conjonctif réduit en effet en noir les sels d'argent.* C'est de là que résulte tant l'aspect endothéliforme des surfaces myocardiques (qu'on rapporta facilement d'emblée sa véritable cause, Durand, 1879), que l'erreur qui consistait à admettre que les traits d'argent répondaient à de véritables limites cellulaires.

§ I. — Étude analytique du trait ou bande scalariforme striée.

En 1893, Przewoski, qui, comme tous ses contemporains, admettait la constitution des fibres myocardiques telle qu'elle avait été acceptée à la suite des travaux de Weismann et d'Eberth, publia un mémoire où il montra qu'il n'existe pas de séparation tranchée entre les

segments que chacun et lui-même considéraient alors comme représentant individuellement des cellules cardiaques. Il admit que ces cellules se continuent l'une l'autre, tout du long de la fibre rameuse, fibrille par fibrille. Au niveau des traits d'Eberth, considérés par lui comme des lignes de ciment intercellulaire, on voyait passer de segment à segment une série de filaments grêles, rétablissant ainsi la continuité des fibrilles entre elles.

Stratum granulosum de Przewoski.

Sur le cœur de l'Homme tout à fait adulte, et surtout dans les cas d'œdème cardiaque, c'est-à-dire là où la dissociation segmentaire, partielle au moins, est pour ainsi dire de règle, Przewoski arriva aux résultats suivants (1) : aux extrémités des segments de Weismann répondant à l'interligne supposé cimentaire, apparaît de chaque côté de la bande d'Eberth une rangée de grains formés par les fibrilles renflées à ce niveau. C'est ce que l'auteur appelle le *stratum granulosum terminale* de chaque segment. Deux rangées granuleuses sont ainsi vis-à-vis l'une de l'autre sur les confins de la bande et de la substance contractile. Elles sont unies par des filaments que colore l'éosine, et répondant aux fibrilles qui se poursuivent indiscontinues. Il y a autant de filaments que de grains, et par suite de fibrilles, par le travers longitudinal d'un trait d'Eberth.

Browicz (1893) vérifia ces faits ; il admit que les lignes « cimentaires » d'Eberth sont décomposées en grains ou en bâtonnets (*Steckenformige*) ; et que ce dispositif répond au début de la dissociation segmentaire décrite par Renaut et Mollard (2). Il ne va pas plus loin dans son analyse. Il est facile de se convaincre, sur des myocardes affectés de dissociation segmentaire débutante, que la description de Przewoski est exacte. En étudiant ces myocardes par exemple à l'aide du protargol, on constate : 1° que le protargol ne se réduit pas sur le trait d'Eberth élargi ; 2° que ce dernier, incolore, est bien parcouru par des fibrilles présentant sur les limites de sa traversée, un grain — conséquemment double — sur leur trajet.

Hypothèse de ponts intercellulaires.

En somme, le dispositif découvert par Przewoski fut rapporté tout d'abord par lui, puis par Mac Callum (1897) à un système de ponts établissant, de segment de Weismann à segment de Weismann

(1) Przewoski procède de la façon suivante : Il fixe de petits fragments du myocarde dans l'eau salée à 7 p. 1000 saturée de bichlorure de mercure, ou dans le liquide de Flemming. Il fait ensuite des coupes après inclusion à la paraffine et les colle sur lames. Il colore ces coupes par l'hématoxyline et l'éosine en solution faible. (Séjour de la coupe dans la solution d'éosine pendant 24-48 heures et même plus). Puis il monte à la manière ordinaire.

(2) J Browicz. — Ueber die Bedeutung der Veränderungen der Kittsubstanz der Muskelzellbalken der Herzmuskels (*Arch. f. path. Anat.* Bd. CXXXIV, 1893).

(c'est-à-dire comme tous disaient alors de cellule à cellule), une continuité portant sur les fibrilles — dont la continuité au niveau des traits d'Eberth se trouvait de la sorte affirmée une fois de plus, — et portant aussi sur le sarcoplasma occupant les interlignes des éléments ou des groupes fibrillaires. On savait d'ailleurs déjà, par les recherches de Ranvier sur l'endothélium péritonéal, confirmées depuis et étendues par Kolossow à beaucoup d'autres épithéliums, que les imprégnations d'argent ne prouvent rien contre l'existence d'une continuité protoplasmique entre les cellules rangées en ordre épithélial; encore moins contre une continuité des formations définies qu'elles peuvent renfermer (ex. filaments unitifs des cellules malpighiennes,— fibres névrogliques, etc.).

Bandes striées de Hoche.

Avec les recherches de Hoche (1897), inspirées par son maître Nicolas, la question fit un pas en avant. Il mit en usage, sur le myocarde du Chien et du Mouton, et sur celui surtout d'un supplicié fixés par le sublimé en solution concentrée dans l'eau distillée salée à 7 p. 1000, la coloration de M. Heidenhain par l'hématoxyline ferrique, le triacide d'Ehrlich, puis celles à la safranine et au kernschwarz, seuls ou combinés. — Il vit alors les bandes répondant aux traits d'Eberth se présenter avec une apparence nouvelle. Ce sont des lignes noires tranchant sur le reste, transversales, non homogènes : car une différenciation convenable montre qu'elles sont formées chacune par une palissade de grains allongés dans le sens des fibrilles, et affectant chacun la forme d'un court bâtonnet.

Ces courts bâtonnets sont placés côte à côte debout et parallèles entre eux. Ils peuvent se trouver soit tous au même niveau par le travers de la fibre : ils dessinent en ce cas une large bande striée. Ou bien ils se succèdent par séries à des niveaux différents, la bande entière prend alors l'aspect scalariforme typique : ce qui montre qu'elle répond sans conteste à un trait d'Eberth, un de ceux que le nitrate d'argent aurait imprégnés. Les figures dans leur ensemble sont, en effet, superposables.

Bâtonnets.

Comme il ne s'agit plus du tout ici d'un trait scalariforme modifié pathologiquement tel qu'il apparaît dans les observations de Przewoski et de Browicz, la découverte de Hoche prend d'emblée une très haute portée. A chaque trait d'Eberth, marqué linéairement sur le travers de la fibre par un mince fil d'imprégnation par l'argent, répond en réalité une *bande* de structure nettement déterminée. Dans cette bande, chaque fibrille d'un segment est reliée en droite ligne à une fibrille du segment voisin par laquelle elle-même se poursuit. Elle l'est par

l'intermédiaire d'un bâtonnet de la bande. D'autre part, le sarcoplasma interfibrillaire semble bien se continuer aussi, lui, d'un segment à un autre, à travers la bande.

« Si maintenant on cherche à se rendre compte du rang occupé par la zone de bâtonnets dans l'ordre de succession si régulier des disques épais et des disques minces, il est facile de constater :

(*a*) Que cette zone se trouve intercalée entre deux « éléments » ou segments musculaires [*segments contractiles*];

(*b*) Que sa hauteur est beaucoup moindre que celle d'un segment musculaire [*contractile*] complet. » (Hoche, 1897, p. 162.)

C'est là dire en d'autres termes que la bande scalariforme, striée par les bâtonnets, est une formation de la *zone du disque mince*. Hoche fait remarquer, en effet, que les bâtonnets semblent ainsi tendus entre les éléments terminaux des fibrilles en regard les uns des autres, — lesquels éléments terminaux « sont théoriquement des demi-disques minces ». Ainsi, le bâtonnet tiendrait ici la place occupée, dans la zone du disque mince détriplé des fibres striées de la patte des Insectes, par le disque mince principal. Hoche, il est vrai, ne fait pas lui-même cette déduction; il n'en est pas moins certain qu'elle s'impose.

Opinion de Hoche quant aux bandes striées.

Hoche ne conclut pas de ses recherches que les divers segments de Weismann, séparés les uns des autres par les « zones de bâtonnets » scalariformes ou non, ne sont pas des cellules distinctes. Bien au contraire, il admet que ces zones constituent simplement des barrières différenciées sur les confins de segments cellulaires consécutifs, assurant entre ceux-ci une limite à la propagation de la mise en jeu tout à fait libre de leur contractilité individuelle, que par diverses observations il juge autonome jusqu'à un certain point. Le mérite de Hoche est cependant ici très grand. Son étude analytique des bandes scalariformes répondant aux traits d'Eberth, a puissamment éclairé la question, préparé directement les recherches de M. Heidenhain. Enfin il a mis en évidence, le premier certainement de façon indiscutable, l'exosarcoplasme (ou sarcolemme embryonnaire) des fibres myocardiques.

Travail de Heidenhain. Pièces intercalaires.

Le travail de M. Heidenhain (1901) est très important. Il doit être toutefois considéré à deux points de vue complètement distincts. Il expose, d'une part, des faits soit confirmatifs soit complémentaires de ceux indiqués par Hoche, et aussi un certain nombre de faits nouveaux. D'autre part, il propose au sujet de l'interprétation de ces mêmes faits

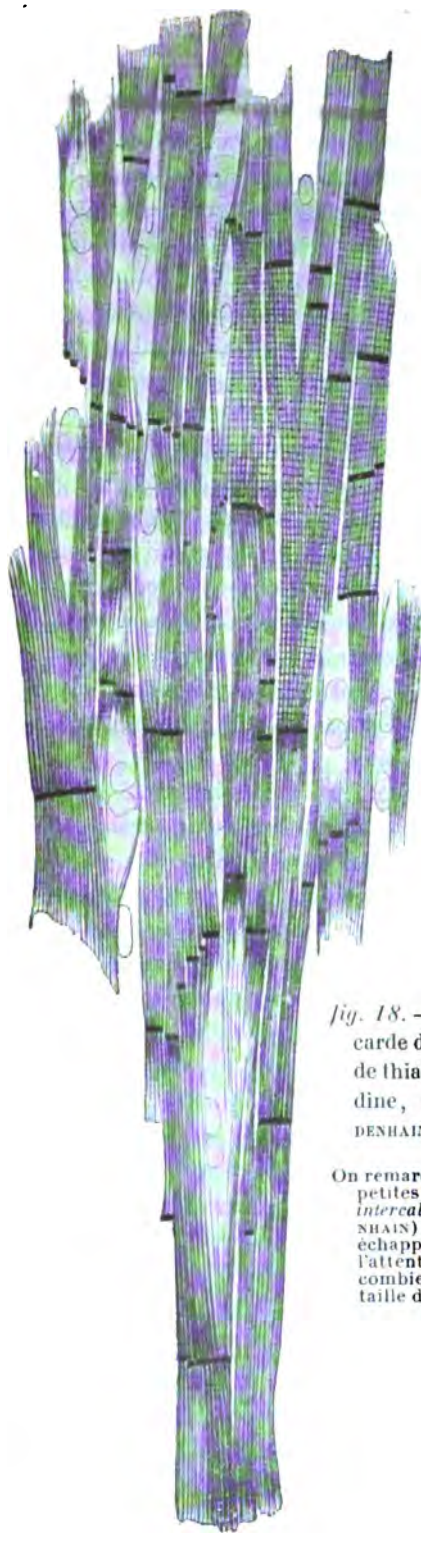


fig. 18. — **Fibres du myocarde de l'Homme. Rouge de thiazine, bleu de toluidine, d'après M. Heidenhain (1901).**

On remarquera avant tout les petites bandes striées (*pièces intercalaires* de M. Heidenhain) qui ont jusqu'ici échappé complètement à l'attention. On voit en outre combien est variable la taille des segments.

l'intermédiaire d'un bâtonnet de la bande. D'autre part, le sarcoplasma interfibrillaire semble bien se continuer aussi, lui, d'un segment à un autre, à travers la bande.

« Si maintenant on cherche à se rendre compte du rang occupé par la zone de bâtonnets dans l'ordre de succession si régulier des disques épais et des disques minces, il est facile de constater :

(*a*) Que cette zone se trouve intercalée entre deux « éléments » ou segments musculaires [*segments contractiles*];

(*b*) Que sa hauteur est beaucoup moindre que celle d'un segment musculaire [*contractile*] complet. » (Hoche, 1897, p. 162.)

C'est là dire en d'autres termes que la bande scalariforme, striée par les bâtonnets, est une formation de la *zone du disque mince*. Hoche fait remarquer, en effet, que les bâtonnets semblent ainsi tendus entre les éléments terminaux des fibrilles en regard les uns des autres, — lesquels éléments terminaux « sont théoriquement des demi-disques minces ». Ainsi, le bâtonnet tiendrait ici la place occupée, dans la zone du disque mince détriplé des fibres striées de la patte des Insectes, par le disque mince principal. Hoche, il est vrai, ne fait pas lui-même cette déduction; il n'en est pas moins certain qu'elle s'impose.

Opinion de Hoche quant aux bandes striées.

Hoche ne conclut pas de ses recherches que les divers segments de Weismann, séparés les uns des autres par les « zones de bâtonnets » scalariformes ou non, ne sont pas des cellules distinctes. Bien au contraire, il admet que ces zones constituent simplement des barrières différenciées sur les confins de segments cellulaires consécutifs, assurant entre ceux-ci une limite à la propagation de la mise en jeu tout à fait libre de leur contractilité individuelle, que par diverses observations il juge autonome jusqu'à un certain point. Le mérite de Hoche est cependant ici très grand. Son étude analytique des bandes scalariformes répondant aux traits d'Eberth, a puissamment éclairé la question, préparé directement les recherches de M. Heidenhain. Enfin il a mis en évidence, le premier certainement de façon indiscutable, l'exosarcoplasme (ou sarcolemme embryonnaire) des fibres myocardiques.

Travail de Heidenhain. Pièces intercalaires.

Le travail de M. Heidenhain (1901) est très important. Il doit être toutefois considéré à deux points de vue complètement distincts. Il expose, d'une part, des faits soit confirmatifs soit complémentaires de ceux indiqués par Hoche, et aussi un certain nombre de faits nouveaux. D'autre part, il propose au sujet de l'interprétation de ces mêmes faits

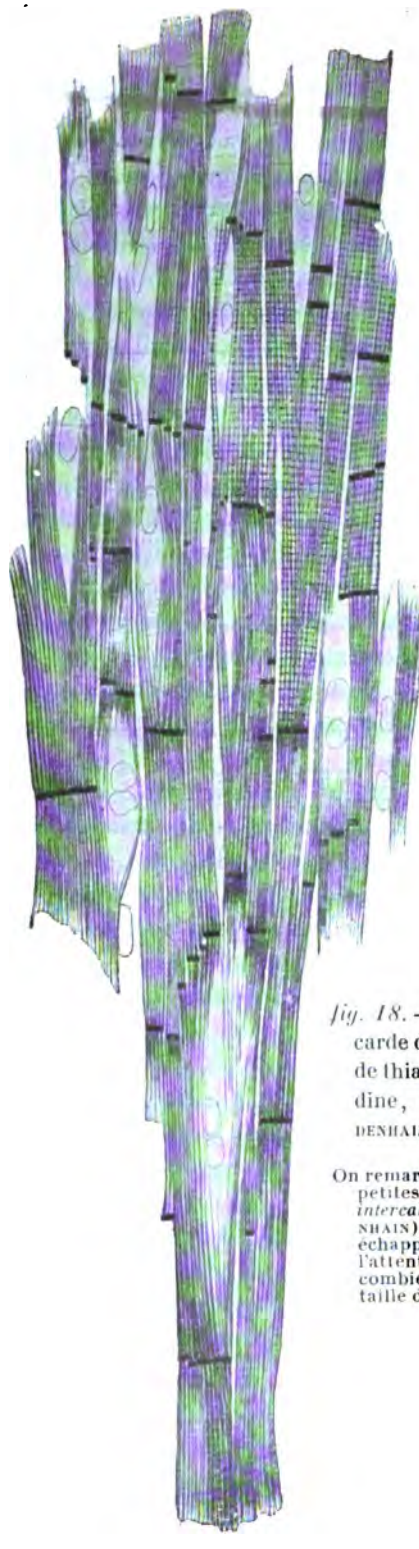


fig. 18. — **Fibres du myocarde de l'Homme. Rouge de thiazine, bleu de toluidine, d'après M. Heidenhain (1901).**

On remarquera avant tout les petites bandes striées (*pièces intercalaires* de M. Heidenhain) qui ont jusqu'ici échappé complètement à l'attention. On voit en outre combien est variable la taille des segments.

des explications théoriques. Les faits doivent être exposés analytiquement, et les théories discutées et appréciées de leur côté.

M. Heidenhain propose de désigner les bandes striées qui, par leur ensemble constituent les dispositions scalariformes, par un terme nouveau. Il les appelle *pièces intercalaires* (*Schaltstücke*) — (*fig. 18*). Ce mot ne vaut pas celui de « traits », ou mieux de « bandes striées scalariformes » adopté depuis par Marceau; car il donne aussitôt l'idée que la pièce sépare, par le travers de la fibre myocardique, des segments individualisés tels que les concevait Weismann, sur les limites desquels elle serait intercalée comme agent d'union. Or, il résulterait de la propre description de M. Heidenhain que de tels segments individualisés n'existent pas. Et dans son esprit, c'est à la fonction même qu'il suppose appartenir aux bandes striées, et qui consisterait à être le point où s'effectue interstitiellement la croissance continue des fibres cardiaques, que se rapporterait le nom « d'intercalaires », qu'il a voulu leur imposer. Cette fonction demeurant fortement hypothétique, le terme de « pièces intercalaires » ne constitue pas une bonne désignation anatomique, et nous ne l'adopterons pas ici. Ce sont des *bandes striées de Hoche*, scalariformes ou non.

Configuration et distribution des pièces intercalaires (bandes striées).

De façon générale, les « pièces intercalaires » de M. Heidenhain ont la configuration et la distribution des traits d'Eberth bien connus : elles sont donc, comme ceux ci, disposées, et surtout distancées assez irrégulièrement le long des fibres myocardiques. Il est, par suite, à peu près inutile de reproduire les différentes variétés, — longuement énumérées par Martin Heidenhain comme s'il s'agissait de quelque chose de nouveau, — du dispositif dit « en escalier ». Mais il fait en revanche observer à ce sujet un fait très important : c'est à savoir que chaque bande, constituée sur tout son parcours transversal par des bâtonnets en concordance et continuité avec les fibrilles (ou groupes fibrillaires) d'en deçà et d'au delà — ainsi que l'avait indiqué Hoche, est limitée par deux lignes minces que l'hématoxyline vanadique teint en bleu intense et pur, tout comme l'exosarcoplasme (ou «sarcolemme») marginal. Et ces lignes se continuent avec lui : l'exosarcoplasme marginal dessinant ou un trait droit, ou un feston mal accusé, voire un retrait suivant la hauteur (c'est-à-dire l'épaisseur) de la bande striée. Heidenhain en conclut que celle-ci est limitée, sur ses deux extrémités opposites, par une ligne de disques minces (ou mieux, comme le supposait avec beaucoup de clairvoyance Hoche, de *demi-disques minces*). Si cette proposition était démontrée, on devrait en conclure que la bande striée répond à un segment contractile (*élément contrac-*

tile) réduit de hauteur — car jamais la bande striée n'arrive à égaler en ce sens un segment contractile normal (1). Mais on verra plus loin qu'il convient d'envisager les choses sous un autre jour.

Grands escaliers et Petits escaliers.

Quoi qu'il en soit, M. Heidenhain décrit de *grands escaliers ;* de petites pièces ou bandes striées, non encore signalées par les auteurs, irrégulièrement placées sur le trajet des fibres cardiaques et formant de *petits escaliers* ; enfin des pièces *intercalaires irrégulières*, dont la description est également nouvelle et aussi l'intérêt très grand.

Bandes partielles.

L'étendue des bandes striées est variable. Tantôt elles occupent toute la largeur de la fibre et tantôt — fait de toute importance — une partie seulement. Ces *bandes transversales partielles* — dont la signification théorique saute aux yeux — sont quelquefois si étroites qu'elles répondent seulement à quelques faisceaux fibrillaires consécutifs par le travers de la fibre, ou même *à un seul* (2). Ceci constitue d'emblée le plus valable argument contre la signification des traits d'Eberth considérés comme répondant chacun à une ligne de ciment intercellulaire. Il est clair, en effet, de par les lois aujourd'hui assez connues de la cytodiérèse des deux modes, que des cellules se divisent — ou se soudent — sur la limite totale de leurs territoires cellulaires respectifs.

Voici maintenant quels sont les rapports de situation particuliers des bandes striées entre elles : On peut voir courir transversalement entre deux minces lignes d'exosarcoplasme, comme elle transversal, une première bande d'une certaine largeur, mais ne se poursuivant pas d'un bord à l'autre de la fibre. Elle est souvent suivie, par le travers, d'un second segment de bande situé soit au-dessus, soit au-dessous, à la distance d'un ou de deux, ou encore de plusieurs segments contractiles. Le second segment de bande peut ou non gagner le bord opposite de la fibre myocardique. Dans le cas où il ne le gagne pas, l'escalier se poursuit par *paliers successifs*, répondant chacun à un segment de bande striée distancé des autres de la hauteur d'un, deux ou plusieurs segments contractiles. De telle sorte que la fibre entière est, en fin de compte, traversée par un escalier de configuration générale variable, *qui n'a que des paliers* répondant à chacun des segments de bande striée, et *qui n'a point de pas* reliant les paliers. Les pas sont simple-

Paliers sans pas.

(1) D'après M. Heidenhain, le segment contractile (*Muskelfach*) mesure en moyenne chez l'Homme 2 μ de hauteur (à quelques centièmes de micromillimètre près. La pièce intercalaire mesure de 1 à 1, 7 μ.

(2) Rappelons que les faisceaux fibrillaires répondent, dans les descriptions, communément à ce que les auteurs appellent couramment des « fibrilles ». Nous avons suffisamment montré plus haut que ces prétendues fibrilles sont elles-mêmes formées d'un faisceau d'éléments longitudinaux plus petits, qu'on peut dissocier pour ainsi dire eux-mêmes indéfiniment en *fibrilles dites « moléculaires »*.

ment ici virtuels, représentés chacun par la hauteur des lignes sarcoplasmiques longitudinales intermédiaires aux paliers successifs. Ces lignes sarcoplasmiques ne montrent d'ailleurs, entre les paliers, aucune différenciation histochimique. (Avec le nitrate d'argent, elles s'accu-

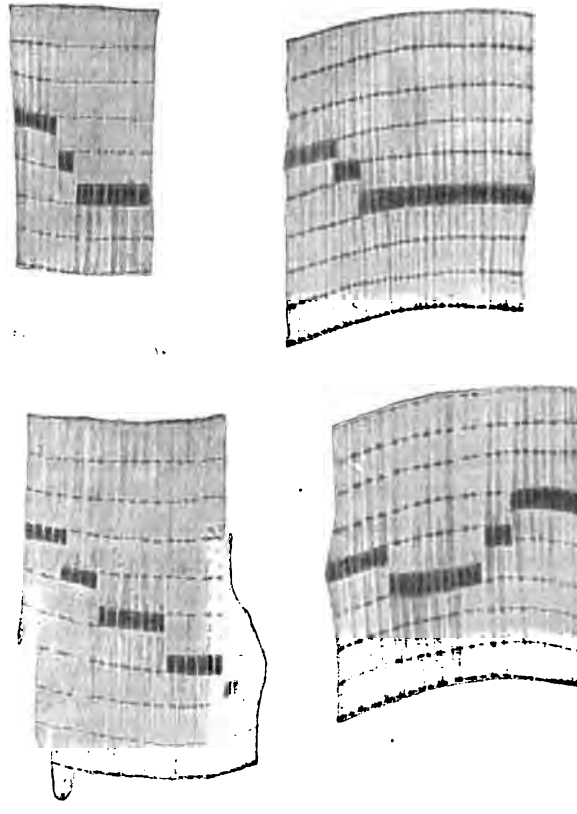


fig. 19. — Myocarde de l'Homme. Fixation prolongée par le sublimé; coloration au rouge de thiazine et au bleu de toluidine. (MARTIN HEIDENHAIN, 1901).

Diverses formes d'escaliers

saient au contraire plus ou moins nettement, par une réduction de l'argent sur les lignes sarcoplasmiques, mais pas plus accusée, — on doit le reconnaître, — entre les paliers successifs que le long de tout le reste de la fibre.

Variétés du dispositif en escalier.

Telle est la façon réelle dont il faut présentement décrire le dispositif en escalier. Il résulte de cette description très nette de M. Heidenhain une conséquence évidente — que d'ailleurs on eût pu et dû avant lui tirer de l'observation plus exacte des imprégnations du trait scalariforme par la méthode de l'argent, — C'est à savoir que les escaliers ne constituent pas des lignes de démarcation continues. Ils ne sont qu'une suite de plaques transversales se succédant à la façon de degrés, mais en réalité discontinues entre elles, et occupant du reste des plans différents non reliés entre eux, de l'épaisseur de la fibre myocardique *et portant exclusivement sur sa substance contractile.*

La forme des escaliers dessinés ainsi — par projection sous un faible grossissement — sur le travers entier de la fibre, dont, en réalité, ils ne rompent point la continuité, — est, on le conçoit, des plus variables (*fig. 19*). Suivant la largeur des paliers, l'écart de leurs marches et l'ordre de leur succession, l'escalier semble montant ou descendant, soit encore montant et descendant par pas inégaux, mesurés par le nombre de segments contractiles entiers qui distancent en hauteur les paliers consécutifs d'un travers à l'autre. — Les escaliers composés de deux à quatre marches s'observent fréquemment ; ceux de cinq à sept marches sont plus rares ; ceux comprenant de sept à huit marches et davantage sont exceptionnels. La largeur des paliers est inégale : la distance entre eux varie de deux, trois hauteurs de segment contractile ou même davantage (M. Heidenhain).

Ces paliers, dit l'auteur, ne se recouvrent jamais dans un même dispositif d'escalier, bien que souvent il y ait apparence d'emblée qu'il en soit ainsi. Ceci tiendrait simplement (Marceau, 1903-*b*) à ce que les bandes striées se poursuivent souvent sur des groupes individualisés de substance contractile de coupe transversale curviligne (par exemple des feuillets) embrassant des groupes fasciculés voisins de section circulaire. En ce cas, les coupes optiques de deux bandes sembleraient se superposer alors qu'il n'en est rien. Cette affirmation de M. Heidenhain nous paraît trop exclusive. Sur sa propre préparation, on voit assez souvent des bandes striées superposées à petite distance et occupant exactement le même plan de la coupe optique de la fibre.

La striation transversale et les bandes striées.

Variations de la striation transversale entre les bandes striées scalariformes. — M. Heidenhain admet, nous l'avons vu, que sur les limites extrêmes de toute bande striée, la ligne des disques minces de la substance contractile qui est en deçà et au delà se poursuit, de

façon que cette strie soit vraiment *intercalaire* de deux segments contractiles consécutifs. Nous tenterons plus loin d'expliquer les choses un peu autrement. Quoi qu'il en soit, il a fait en partant de ce principe des observations intéressantes. Il constate que, dans ce qu'il appelle les *cas typiques*, on voit passer au-dessus et au-dessous de la bande striée, qui alors traverse la fibre entière bord pour bord, les deux minces lignes bleues qu'il attribue à la strie (*Z*) mise en évidence par l'hématoxyline vanadique (en réalité, il s'agit d'une ligne d'exosarcoplasme transversal). Dans tous les éléments individualisés consécutifs de la substance contractile par le travers de la fibre (faisceaux fibrillaires, cylindres primitifs, feuillets s'il en existe), la striation reste alors *concordante* en deçà et au delà de la bande striée totale et transversale.

Mais dès que celle-ci est disposée en escalier, il en est autrement. Là une série de stries colorées en bleu par l'hématoxyline vanadique, — et par conséquent répondant aux lignes des disques minces, — part d'un côté ; une autre série part du côté opposé de la fibre myocardique. Entre ces deux séries il y a non plus concordance, mais *discordance*. Elles alternent entre elles en empiétant légèrement l'une sur l'autre. De telle sorte, qu'entre deux séries voisines reste un espace étroit, de moindre hauteur qu'un segment contractile. Cet espace est lui-même comblé par la substance propre de la bande striée.

Pièces intercalaires irrégulières.

On rencontre fréquemment aussi des *pièces intercalaires irrégulières*. Si l'on observe les extrémités des segments de la fibre limités par celles-ci, on remarque un fait très important : c'est que presque toujours la striation transversale subit une variation en deçà et au delà ; ou bien même, quoique plus rarement, en deçà et au delà tout à la fois. *Elle devient oblique par rapport à l'axe de la fibre myocardique.* Dans le premier cas, qui est le plus fréquent, on a l'impression que les segments contractiles, disposés obliquement d'un seul côté de la bande striée, sont au delà de celle-ci remis en position transversale exacte ; ceci, par le fait même de l'interposition de la bande striée disposée entre les deux comme un coin redresseur. Heidenhain considère avec assez de raison cette disposition comme devant jouer un rôle dans la remise en ligne axiale des groupes longitudinaux individualisés, qui passent d'une fibre dans une autre dont la direction générale n'est plus la même. En y passant, ils gardent d'abord leur orientation transversale primitive. Puis au bout d'un certain parcours, l'interposition d'une bande scalariforme striée rend, par le mécanisme qui vient d'être indiqué, la striation transversale des éléments fibrillaires

engagés derechef perpendiculaire à l'axe de la fibre fille dont ils doivent continuer à faire partie.

Rôle probable des bandes striées dans la fissuration des fibres cardiaques.

M. Heidenhain fait enfin remarquer que, là où la présence des bandes scalariformes détermine une striation transversale discordante, se trouverait favorisée l'apparition de fentes longitudinales entre deux marches consécutives d'un même escalier (*fig. 20*). Ces fentes, qui divisent ainsi les fibres cardiaques en une série de fascicules (limités du reste à la substance contractile), sont tapissées par ce qu'il a appelé un « sarcolemme intermédiaire », c'est-à-dire que là il se différencie une ligne d'exosarcoplasme longitudinal répondant au pas séparant deux paliers successifs et dépassant d'ailleurs rarement, mais toujours de peu, l'épaisseur des deux bandes striées qui forment les paliers eux-mêmes. C'est pourquoi les éléments longitudinaux de la substance contractile, dissociés entre les paliers, sont réassociés au delà de ceux-ci par les pièces intercalaires elles-mêmes. De la sorte, celles-ci se tiennent dans un rapport étroit avec la fasciculation et l'anastomose successive des fibres cardiaques, et apparaissent en général aux nœuds de leurs ramifications. D'autre part, les incisures longitudinales entre les paliers répondraient au mouvement même de bifurcation des fibres en ces points nodaux. Et comme, aussi, les bifurcations et les concours successifs des fibres cardiaques rameuses affectent de leur côté une notable régularité, il en résulte que les bandes striées formant les grands escaliers sont à peu près également espacées. Elles limitent donc en général des segments où sont répartis assez régulièrement les noyaux musculaires. C'est là également ce qui justifiait l'opinion des premiers

fig. 20. — Myocarde de l'Homme. Fixation prolongée au sublimé; coloration par le rouge de thiazine et le bleu de toluidine. (Martin Heidenhain, 1901.)

Deux escaliers; dans l'un un palier correspondant à la hauteur de deux segments contractiles (éléments musculaires); et entre les deux marches successives, une fente en voie de formation avec « sarcolemme intermédiaire ».

Dans l'autre, interruption correspondant à la hauteur de trois segments contractiles également avec fente et « sarcolemme intermédiaire ».

observateurs à leur sujet, et ce qui les fit considérer comme limitant des territoires cellulaires distincts.

Structure des bandes striées.

Structure des traits d'Eberth ou bandes striées. — Les bandes striées forment constamment des traits transversaux occupant la zone des disques minces. Elles sont limitées sur leurs deux bords par la ligne d'exosarcoplasme englobant la série transversale des disques minces normaux. Il semblerait donc qu'à leur niveau, cette ligne exosarcoplasmique se soit dédoublée pour les comprendre dans l'écart. Au-dessus et au-dessous de chaque bande striée, limitée par le mince trait coloré en bleu par l'hématoxyline vanadique, on trouve une bande claire ; puis au delà de chaque bande claire vient un disque épais (Marceau, 1903-*b*). Aucune des bandes striées n'atteint la hauteur d'un segment contractile. Certaines sont très courtes, intéressant souvent un seul cylindre primitif, parfois même un seul faisceau fibrillaire. On voit alors se continuer, à droite et à gauche de la bande courte, une ligne transversale de disques minces qui fait suite à l'une et l'autre de ses extrémités. Les bandes scalariformes occupent donc, comme Ranvier (1880) puis nous-même (J. Renaut, 1893) l'avions déjà spécifié, la place exacte des disques minces. Nous ajouterons aujourd'hui que ce sont là des *formations de la zone des disques minces*, c'est-à-dire de celle régulièrement comprise dans les bandes claires adjacentes aux disques épais. Nous reviendrons un peu plus loin sur cette conception, que justifie pleinement l'analyse histologique précise de la région des disques minces, pourvu qu'on prenne la peine de la faire non plus seulement sur les fibres musculaires cardiaques ou striées ordinaires de la plupart des Vertébrés, mais bien en particulier sur celles des pattes des Insectes.

Les bandes striées sont des formations de la zone des disques minces.

Après fixation par le sublimé et coloration par l'hématoxyline ferrique, les bandes striées apparaissent en noir foncé. Si la différenciation est ensuite poursuivie et poussée suffisamment loin, elles se montrent striées par les bâtonnets, qui seuls demeurent fortement colorés en noir bleuâtre. Ces bâtonnets sont plongés dans la substance homogène, moins foncée, réfringente de la bande. Il est aisé de voir que, comme l'a dit le premier Hoche, ils relient en deçà et au delà de la bande les fibrilles entre elles. Dans cette position, ils tiennent, par rapport à ces fibrilles, exactement la place de leur disque mince ; mais d'un disque mince élongé et élargi, dont les bouts sont vus légèrement ou nettement renflés en une petite tête, comme le montrent très clairement les figures (*fig. 21*) publiées récemment par Marceau (1903-*b*).

Bâtonnets des bandes striées.

Ce même auteur indique aussi que chez certains animaux où les bandes ont une faible épaisseur (Lapin, Mouton, Souris, Oiseaux), il est parfois difficile d'y distinguer les bâtonnets. Ceux-ci existent toutefois sous forme de renflements géminés ou d'aspect légèrement « moniliforme » (par ex. chez le Mouton). Pour quiconque a étudié d'un

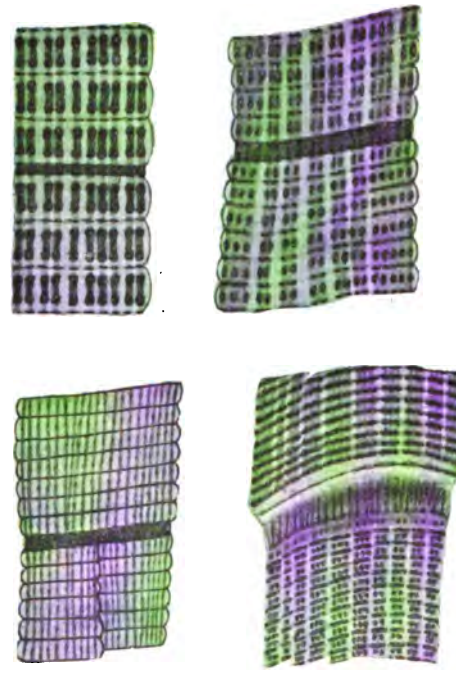


fig. 21.— Diverses bandes scalariformes (liquide de Zenker, hématoxyline ferrique (Marceau, 1903-*b*).

A gauche du lecteur et en haut. — Fibre musculaire du ventricule gauche d'un Mouton adulte. Chaque bâtonnet de la bande striée est formé par deux grains superposés.

A droite du lecteur en haut. — Fibre musculaire du ventricule gauche d'un vieux Cheval (15 ans). Chaque bâtonnet de la bande striée a la forme d'une haltère.

A gauche du lecteur en bas. - Division d'une fibre au-dessus d'une bande striée (muscle papillaire du ventricule gauche de l'Homme).

A droite du lecteur en bas. — Une bande striée d'une fibre cardiaque en voie de dislocation segmentaire, chez un typhoïdique. On voit l'élargissement de la zone du disque mince et les longs bâtonnets, ou filaments de Przewoski.

peu près les disques minces compliqués des fibres musculaires de la patte des Insectes, les *bâtonnets* de Hoche présentent une figuration absolument superposable à celle fournie par ces disques minces, soit dédoublés seulement, soit décomposés en un disque mince principal et en deux accessoires.

Zones des disques minces des muscles des pattes des Insectes.

En effet, chez le Lucane-Cerf, par exemple, les *lignes des disques minces* apparaissent (*fig.* 22), après coloration par le picrocarminate et longue conservation dans la glycérine acétifiée, sous un aspect repro-

duisant trait pour trait une *bande striée de Hoche* des fibres myocardiques. Ces lignes sont sensiblement de même largeur, limitées elles aussi en leur milieu par un mince trait net qui, avec la bande, va s'insérer au sarcolemme marginal. Elles sont de coloration rose et parcourues par les disques minces subdivisés en un principal plus petit et deux accessoires renflés, continus entre eux et réalisant, par leur ensemble, un bâtonnet moniliforme teint en rouge pourpre foncé.

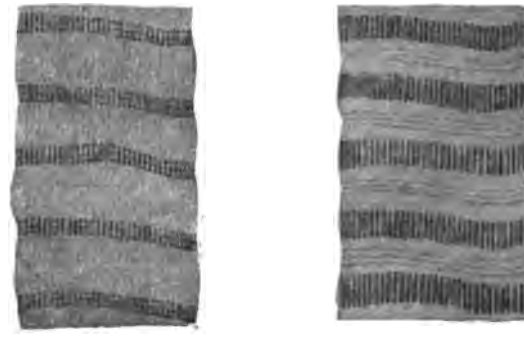


fig. 22. — Deux segments de fibres musculaires du 2me article des pattes du Lucane-Cerf.

A la droite du lecteur. — Le muscle fixé-tendu-contracté par une injection interstitielle d'alcool fort, puis coloré au picrocarminate et conservé dans la glycérine neutre.

Les disques épais se présentent sous forme de palissades de bâtonnets roses : — les bandes claires sont teintes en jaune et traversées par trois rangées de grains (disques minces, principal et accessoires) teints aussi en jaune.

A la gauche du lecteur. — Même préparation, mais conservation prolongée dans la glycérine acétifiée.

Les disques épais ont disparu. — Dans la bande claire, on voit une palissade de bâtonnets rouges renfermant chacun en leur milieu un grain (disque mince principal) et à leur extrémité aussi un grain (disque mince accessoire).
La strie sarcoplasmique passe par le milieu des bâtonnets et la ligne des disques minces principaux.

Revenons aux bandes striées des fibres myocardiques. Ces bandes ont, elles aussi, une électivité spéciale : d'abord pour l'hématoxyline au fer, ensuite pour certaines couleurs d'aniline (rouge de thiazine et brun de thiazine). On sait que ces substances colorent dans les fibrilles tout ce qui n'est pas disque sombre, mince ou épais. Aussi, par les colorations à la thiazine, les bâtonnets restent-ils indistincts. (Marceau, 1903-*b*, p. 283).

Il résulte de tout ceci que les bandes scalariformes comprennent

en leur ensemble une zone de disques minces élargie, devenue dans les fibres myocardiques — à des différences de détail près, — ce que sont devenues les zones des disques minces dans les muscles des pattes des Insectes. C'est-à-dire que ces zones — bornées sur leur partie moyenne transversale par un trait exosarcoplasmique qui les individualise au sein des bandes claires, — sont constituées par une substance fondamentale ayant ses réactions propres, traversée par les fibrilles ou les groupes de fibrilles contractiles. Sur le parcours de celles-ci, dans l'épaisseur de la bande, les disques minces (ou intermédiaires d'Amici) de chaque fibrille sont représentés par des bâtonnets, continus mais plus ou moins nettement subdivisés en renflements distincts, comme c'est le cas dans les muscles striés des pattes des Insectes. Cette homologie, fournie par de simples considérations d'histologie comparée, ramène les bandes striées à la signification de pièces de charpente spécialement différenciées tout du long des fibres myocardiques ; ici non plus sur les limites de chacun des segments contractiles consécutifs, mais seulement de distance en distance : là où une fonctionnalité particulière a, par sa tendance progressive à s'exercer, déterminé une évolution également spéciale et élevée de tous les éléments développables de la zone du disque mince.

Répartition et développement des bandes striées.

Répartition des bandes scalariformes ; développement de ces bandes. — Il s'agit ici évidemment d'un produit d'évolution. Marceau (1903-*b*) a étudié, en effet, au point de vue qui nous occupe, les fibres myocardiques des Vertébrés inférieurs (Poissons, Batraciens et Reptiles) sans jamais y constater l'existence des « bandes transversales striées de Hoche ». Nous avons vu que ce sont là des fibres cardiaques devenues adultes en gardant leur type embryonnaire ou fœtal. Ici, les fibres rameuses constituent un rets continu à mailles rapprochées et souvent même jointives entre elles, par le travers desquelles on ne voit par aucune méthode se marquer de barres séparatrices transversales. Chez les Oiseaux encore jeunes, bien que parvenus à leur complet développement (jeunes adultes), chez les fœtus des Mammifères et même chez leurs petits quelque temps encore après la naissance, il n'y a point non plus de bandes transversales striées. Celles-ci sont donc des formations spéciales aux fibres myocardiques parvenues à leur état de développement le plus élevé et complet, telles qu'elles le deviennent chez les Mammifères et certains Oiseaux adultes. Comme, chez les animaux où on les rencontre alors que le développement est achevé, elles n'existaient ni à l'origine, ni pendant les premières

périodes de la croissance, ni même encore lorsque celle-ci est déjà avancée, ce sont donc là des produits de l'évolution, — et dans l'espèce, de l'évolution de la zone des disques minces, — en vue de la satisfaction d'une fonctionnalité définitive, dont le point réside non pas dans toute l'étendue, mais se fixe de distance en distance sur le parcours des fibres rameuses myocardiques.

Il ne nous est pas encore possible de déterminer de façon précise quels sont ces points. De nouvelles recherches seraient ici nécessaires. Marceau (1903-*b*), qui s'est sommairement occupé de cette question, dit seulement que les bandes striées sont très inégalement réparties dans les fibres, tant suivant les diverses régions du myocarde, que dans les différentes fibres prenant part à la constitution d'une région donnée. Toutefois il relève que, chez tous les Mammifères et chez les Oiseaux âgés, ces formations sont beaucoup plus nombreuses dans les parois du ventricule gauche et plus spécialement dans les muscles papillaires, que dans les parois du ventricule droit. Dans les parois des oreillettes, on les trouve en moins grand nombre que dans celles du ventricule droit. Provisoirement, on en devrait conclure que, là où la contraction musculaire cardiaque est le plus active, le plus mécaniquement puissante aussi, on trouve davantage de bandes striées qu'ailleurs. Le dispositif créé par les bandes de plus en plus multipliées et rapprochées répondrait donc à un *maximum d'activité cinétique*.

D'ailleurs, chez les animaux où elles doivent apparaître dans l'état adulte, elles se développent progressivement du même pas que le myocarde grandit, se complique, se subdivise davantage en plans concaténés entre eux de fibres musculaires rameuses de plus en plus nombreuses et puissantes. Et c'est aussi chez les grands Mammifères, où le cœur a à mouvoir une plus grande masse de sang, qu'elles deviennent davantage multipliées sur le parcours des fibres cardiaques. Au point de vue des étapes de leur développement, Marceau a fait (1903-*b*) les observations suivantes :

Chez le Mouton de cinq mois, il trouve, par le travers des fibres myocardiques, de rares séries de *disques minces épaissis* s'étendant soit à un même niveau soit à deux niveaux légèrement différents, dans toute la largeur de la fibre. Certaines seulement présentent (à l'hématoxyline ferrique-éosine) l'apparence de lignes épaissies avec un fin pointillé gris ou noir, répondant au début de la différenciation histochimique des bâtonnets. Chez le Porcelet de cinq mois, ces formations, un peu plus nombreuses, sont en outre le plus souvent disposées en escalier à deux marches et présentent une fine striation colorée en

noir, ou seulement en gris. Ce sont là certainement des « bandes de Hoche » en voie de développement. Chez le Veau de six semaines, il existe déjà de ces bandes transversales devenues typiques ; car elles se colorent spécifiquement en noir intense par l'hématoxyline ferrique. A six mois, chez le même animal, elles ont acquis leur structure et leurs réactions colorantes définitives, bien que leur hauteur soit encore moindre de beaucoup que chez le Bœuf adulte. Chez l'Homme, le développement des bandes striées est encore plus tardif. En effet, chez l'enfant de sept mois à un an, on n'en peut mettre aucune en évidence par les méthodes ordinaires.

Rareté des bandes striées chez l'Homme jeune-adulte.

Il convient de noter d'ailleurs que les fibres cardiaques de l'Homme ont une substance contractile de beaucoup moins hautement développée que chez le Bœuf. Nous ajouterons que telle est probablement aussi la cause de la rareté des bandes scalariformes chez l'Homme jeune adulte ; telle également la raison de cet autre fait que, chez les jeunes sujets de moins de vingt ans, on n'observe à peu près point de dissociation segmentaire même dans les myocardites les plus accusées, telles que la myocardite diphtérique (Mollard et Regaud, 1899).

Nous sommes entièrement d'accord avec Marceau (1903-*b*, p. 291) pour conclure, au point de vue histologique et histogénique, que les bandes scalariformes proviennent du dispositif transversal des disques minces au même niveau, c'est-à-dire de la « zone des disques minces », telle que nous l'envisageons plus haut ; et ceci par suite d'une série de transformations progressives.

La zone entière des disques minces s'élargit et dessine, dans les limites du point de transformation, une bande épaisse, réfringente, au sein de laquelle les disques minces commencent à apparaître comme de petits grains et non plus comme des traits, même quand on observe la bande en voie de formation dans la solution isotonique, le muscle vivant encore. A ce stade, la ligne des disques minces a conservé sa réaction colorante vis-à-vis de l'hématoxyline ferrique éosine. Puis les grains évoluent peu à peu en courts bâtonnets ayant une affinité de plus en plus grande pour l'hématoxyline ferrique ; ils se colorent dès lors en gris de plus en plus foncé. La substance claire de la bande subit la même modification d'électivité peu à peu, toujours de façon moins intense que les bâtonnets. On arrive de la sorte à la constitution définitive des bandes striées, telles qu'on les observe chez l'adulte.

§ 2. — Signification morphologique et fonctionnelle des bandes striées.

Il est dès maintenant évident qu'on ne peut plus considérer les traits d'Eberth et les bandes striées existant au niveau de chacun d'eux comme des lignes de ciment intercellulaire résultant de la soudure de cellules musculaires primitivement distinctes. Cette conception, qui fut si longtemps et presque universellement adoptée, ne peut tenir contre ce fait qu'au lieu de trouver, par le travers des fibres myocardiques, des bandes striées de plus en plus nombreuses au fur et à mesure qu'on observe des myocardes plus jeunes, on voit au contraire, peu à peu, ces bandes devenir plus rares et enfin disparaître tout à fait. Elles ne sont donc évidemment pas l'indice d'un mouvement de soudure progressive entre des myoblastes primitivement distincts. Bien au contraire, il apparaît ainsi que le cœur embryonnaire est constitué à l'origine par un syncytium de fibres rameuses continues, c'est-à-dire que sa musculature primitive est calquée sur le modèle même de celle des cœurs lymphatiques.

Les bandes striées ne marquent pas des limites cellulaires.

Mais on peut poser la question autrement : il y a lieu d'examiner et de savoir si les fibres rameuses myocardiques, primitivement indivises, ne se morcellent pas, dans un myocarde à la fois entièrement et hautement développé, en une série plus ou moins nombreuse de territoires cellulaires distincts. En un mot, si les bandes striées ne sont pas l'indice de la subdivision, en cellules musculaires distinctes, de la cellule rameuse très étendue et à noyaux multiples primitive.

Quand, à l'opinion ancienne encore acceptée par Przewoski et par Hoche, tendit à se substituer une manière de voir, appuyée cette fois-ci sur la comparaison entre le myocarde adulte des Vertébrés supérieurs où l'on trouve des bandes striées avec ce même myocarde embryonnaire où l'on n'en trouve pas, les observateurs, en première ligne Martin Heidenhain, ont invoqué l'irrégularité même des segments de fibres supposés limités par les bandes striées pour conclure que celles-ci ne répondent pas du tout à des limites cellulaires tracées — fût-ce secondairement — entre ces segments. Et M. Heidenhain dit à peu près ceci : « Veut-on délimiter, dans le sens des auteurs, un territoire cellulaire? Il faut aller dans la direction longitudinale de la cellule d'une bande à l'autre, ou d'un escalier à l'autre. Dans le

sens transversal, il faut suivre la striation transversale, et particulièrement la membrane fondamentale continue (*Z*), jusqu'à ce qu'on rencontre une fente nette, un sarcolemme, un capillaire ou du tissu conjonctif, qui interrompe la continuité de structure. Si l'on cherche à circonscrire ainsi les territoires cellulaires, on délimite des fragments musculaires très irréguliers (même dans les coupes « à deux dimensions », c'est-à-dire de 4 μ d'épaisseur). Dans le sens longitudinal, on constate que les prétendues cellules sont souvent séparées incomplètement les unes des autres; de telle sorte qu'à côté des bandes striées, on voit de larges faisceaux de fibrilles se continuer d'un segment à l'autre. Dans le sens transversal, on rencontre fréquemment une fusion telle des fibres voisines, qu'il ne peut plus être question d'une séparation entre elles. L'opinion des « anciens auteurs », que les fibres musculaires cardiaques sont constituées par des séries de cellules placées les unes à la suite des autres, est inexacte en ce sens que beaucoup de ces prétendues cellules appartiennent, dans le sens de la largeur, à plusieurs fibres » (1901).

Ceci n'est point du tout un argument valable. Il suffit, pour le réduire à sa mesure exacte, de se reporter à ce qu'on sait des fibres musculaires *lisses* rameuses des réservoirs contractiles, tels que, par exemple, la vessie d'une Grenouille. Il se pourrait très bien, en effet, qu'une cellule musculaire rameuse, ici comme là, étendît ses branches irrégulièrement au loin et dans plusieurs plans, avant de se souder par un ciment quelconque avec des similaires ou moins, ou plus, ou autant irrégulières qu'elle-même (1). Mais, là où est l'argument décisif, c'est qu'il existe, sur le parcours des fibres myocardiques des bandes striées *incomplètes*, c'est-à-dire n'intéressant point, même par un escalier à pas fussent-ils distancés, le travers entier de la fibre. Et à l'appui encore de cet argument viennent les bandes striées *intérieures* à cette même fibre : celles qui ne répondent à aucun escalier dont les paliers puissent être reliés les uns aux autres, fût-ce par un effort excessif de la pensée, et qui demeurent çà et là, solitaires et comme inachevées dans l'épaisseur même des fibres cardiaques. En considérant de telles bandes, tout histologiste prendra l'idée qu'il s'agit là d'un dispositif particulier, ayant sans doute sa fonctionnalité qu'il n'est pas facile d'emblée de dégager, mais qui ne répond cer-

Bandes striées incomplètes.

(1) Il y a même à ce point de vue une réserve importante à faire en ce qui concerne les branches à terminaison libre (*branches aveugles* de MARCEAU). Il n'est pas du tout certain, en effet, qu'elles ne s'unissent pas soit entre elles, soit avec les fibres rameuses, par un dispositif à déterminer et qui pourrait aussi bien être cimentaire que de toute autre nature.

tainement pas à une ligne de ciment intercellulaire. La caractéristique de cette dernière est, en effet, sa continuité par le travers de ce qu'on suppose être le trait de séparation entre deux territoires cellulaires. Ici, l'on peut tout au plus conclure que les bandes striées séparent — et cela secondairement — *des territoires contractiles distincts*.

Il faut donc renoncer totalement à la conception d'Eberth. La bande striée qui occupe le trait d'Eberth n'est ni une ligne de ciment répondant à la soudure de cellules musculaires primitivement distinctes, ni une ligne de ciment répondant à un mouvement secondaire de subdivision des fibres d'abord indivises en une série de segments cellulaires distincts. Et encore, à l'appui de cette manière de conclure, vient un dernier argument : c'est que la bande striée n'intéresse pas le fuseau protoplasmique axial. Celui-ci, renfermant les noyaux, représente essentiellement le « corps cellulaire ». Ce corps cellulaire demeure donc indivis tout du long des fibres rameuses myocardiques. von Ebner (1900), M. Heidenhain (1901), Marceau (1902) ont essentiellement raison, bien qu'ils n'aient pas fourni à ce point de vue les arguments décisifs.

Refutation de l'opinion de v. Ebner.

Il ne convient pas davantage d'accepter l'opinion de von Ebner (1900), qui consiste à considérer celles des stries qui ne sont pas des figurations artificielles dues à la déchirure du périmysium comme répondant à des bandes de contraction anormale et locale, ou « contractions de plissement » survenues au moment même de la mort de la fibre. A l'encontre de cette manière de voir, on a fourni d'assez nombreux arguments et la valeur de certains d'entre eux saute même aux yeux. Comme l'a fait observer Marceau, le myocarde serait en ce cas le seul muscle strié qui, dans les conditions imaginées par v. Ebner, présenterait des contractions de plissement ; les autres muscles striés n'en présentent jamais. Et pour produire ces mêmes contractions de plissement, il faudrait aussi que le myocarde fût adulte, et celui-là seulement d'un Mammifère ou d'un Oiseau vieux ; car les autres myocardes ne les produisent non plus jamais. En outre, que le cœur soit fixé au moment même où l'animal vient de mourir ou bien quelque temps après — et c'est d'ailleurs seulement dans ce dernier cas qu'il serait fixé en contracture cadavérique — on trouve les bandes striées, scalariformes ou non, dans les mêmes régions en nombre sensiblement égal et avec la même structure dans les deux cas. Enfin, et c'est là l'argument principal et tout à fait valable suscité par M. Heidenhain à l'encontre de l'opinion de v. Ebner : nulle part les bandes striées ne réalisent le dispositif considéré comme carac-

téristique (1) des segments contractiles fixés contractés. Il est vrai que v. Ebner (1902-*b*) répond qu'une strie de contraction anormale, provenant d'un phénomène de mort, ne peut être identique à une strie de contraction normale, fixée lors d'une contraction physiologique de la fibre musculaire. Ce raisonnement est inébranlable, il est vrai ; mais à la condition qu'on ait démontré tout d'abord qu'il existe réellement des stries de contraction anormale, et que celles-ci ont juste la constitution des « bandes striées de Hoche ». v. Ebner n'a pas fait, semble-t-il, jusqu'ici, cette démonstration, cependant indispensable au soutien de sa thèse.

En somme, la bande striée ne répond pas à une « contraction de plissement » (*Schrumpfcontraction*) comme le pense v. Ebner. *C'est une formation définie.* A quoi donc répond-elle fonctionnellement ?

Ici prend place l'hypothèse de Martin Heidenhain ; elle est ingénieuse ; elle a été contestée ; elle est erronée.

Discussion de l'opinion de Martin Heidenhain.

M. Heidenhain considère les bandes striées (qu'il appelle *Schaltstücke* ou « pièces intercalaires »), comme des parties destinées à l'accroissement longitudinal des fibres cardiaques, *dans leur continuité*, chez les jeunes animaux. Elles seraient en ce sens les équivalents de ce que l'un de nous (1881) puis Vignal (1883) ont appelé les « segments courts intercalaires » dans les fibres nerveuses à myéline. Ou plutôt, ce seraient là des instruments de la croissance en longueur des fibres cardiaques, comparables à ce que sont les *cartilages de conjugaison dans les os longs* (M. Heidenhain). Chez les jeunes animaux, ce seraient seulement les séries transversales où les « éléments musculaires » (ou *segments contractiles*) se multiplient pour satisfaire à la croissance progressive en longueur. Chez les Vertébrés supérieurs adultes, ces mêmes bandes se réduiraient à l'état de formations ou « pièces intercalaires » semi-quiescentes, demeurées indifférentes sur certains points du trajet des éléments fibrillaires de la substance contractile et toujours d'une épaisseur plus faible que la hauteur d'un

(1) Nous ne pouvons pas nous prononcer ici sur la valeur de cette caractéristique histologique. Celle-ci dépend tout entière, en effet, de la théorie qu'on adopte pour expliquer le mécanisme intime de la contraction dans les muscles striés.

En Allemagne, où une sorte de discipline commande souvent l'adoption d'une théorie a l'exclusion de toute autre, on s'est attaché à la théorie de Merkel, et souvent en négligeant presque systématiquement les observations qui lui sont contradictoires. Ce n'est pas ici le lieu de prendre une position définitive contre ou pour cette théorie. Ceci ne peut être fait que lorsqu'il sera traité, dans cette Revue, du système musculaire et de la contraction en général. Nous rappellerons seulement que nombre d'histologistes regardent comme en état de contraction un segment où les deux demi-disques épais se sont portés vers la membrane dite « fondamentale » (Z), en démasquant par leur milieu et leur travers la strie de Hensen.

segment contractile déjà différencié, — d'ailleurs incapables de se transformer ultérieurement en nouveaux éléments de la substance striée. Bref, ce seraient là *des lignes de réserve résiduelles et épuisées*.

Le fait qu'elles semblent limitées par deux lignes ténues gardant les caractères histochimiques de celles des disques minces par rapport à l'hématoxyline vanadique, a certainement fait adopter à Martin Heidenhain cette manière d'envisager les « bandes striées de Hoche ». Comprises ainsi entre deux membranes fondamentales (*Z*), elles acquerraient de ce fait à ses yeux la valeur d'un segment contractile réduit. Nous avons déjà vu que la comparaison avec les zones des disques minces détriplés des fibres striées de la patte des Insectes nous force *histologiquement* à attribuer aux bandes striées une signification tout autre. Mais ce n'est pas là une raison pour ne pas discuter comme il convient l'opinion d'un savant aussi distingué que M. Heidenhain.

Il faut d'abord exposer et peser les raisons qu'il fournit à l'appui de sa manière de voir, puis agir de la même façon à l'égard des objections faites à celle-ci.

M. Heidenhain (1901) procède d'abord par des visées théoriques. Il admet que le cœur humain (par exemple) croît par *intussusception* et s'agrandit uniformément dans toutes ses parties, tout comme un dessin primitif qu'on amplifie au pantographe. Le système trabéculaire de la face interne de ses cavités demeure constant, de l'enfant à l'adulte. Il n'est différent chez les deux que par la grosseur des mailles et des colonnes charnues qui bordent les cavités. Tel un fémur ou un humérus fœtaux par rapport aux mêmes os agrandis chez l'adulte. Pour que les parties augmentent en gardant leur forme, il faut naturellement que le cadre musculaire grossisse d'une façon uniforme, et par conséquent par « intussusception ». *Si donc l'on suppose, sur le trajet des fibres, des pièces intercalaires régulièrement distancées et agencées :* nécessairement, pour que la musculature entière conserve son modèle pendant la croissance et cependant satisfasse à celle-ci, le nombre des « cases musculaires » (les segments contractiles) comprises entre deux pièces intercalaires consécutives doit augmenter continuellement jusqu'au terme de la croissance. On se trouve de la sorte en présence de cette alternative :

a) Ou bien, les segments contractiles (cases comprises entre deux disques minces consécutifs) s'accroissent par allongement de leur masse et se scindent ultérieurement en deux ou plusieurs segments contractiles fils : — processus qui pourrait peut-être s'effectuer par la

division du disque épais au niveau de la « membrane moyenne » et la transformation de celle-ci en une membrane fondamentale (*Z*) ou disque mince d'Amici.

b) Ou bien, la croissance en longueur et la subdivision précitée en deux des segments contractiles, est impossible. Dans ce cas, il faut supposer que les bandes intercalaires croîtraient en hauteur. Alors, par une différenciation particulière des deux extrémités de leurs bâtonnets, elles fourniraient les éléments de nouveaux segments contractiles, — tout comme un cartilage de conjugaison verse à la pièce squelettale les nouveaux éléments de sa croissance en longueur.

C'est cette deuxième hypothèse qu'admet M. Heidenhain, principalement en partant de ce principe que continûment la fibre cardiaque doit fonctionner ; et qu'on « ne comprend pas comment » le mouvement de changement, qui modifierait les segments contractiles préexistants, se pourrait concilier avec la continuité nécessaire de la contraction cardiaque. Il en conclut que de nouveaux éléments *doivent être versés* à la substance contractile par une formation de réserve — et que celle-ci consiste dans la bande striée. La bande mérite en cette conception son nom de « pièce intercalaire ». Car c'est elle qui *intercale* véritablement de nouveaux segments contractiles sur le trajet de la fibre cardiaque, et qui, de cette façon, assure sa croissance ininterrompue par sa continuité.

Nous ferons remarquer que, pour syllogistique qu'elle soit, ce n'est pas là une simple vue de l'esprit. Heidenhain s'en réfère à ce qu'il a pu observer sur les muscles ordinaires en voie de développement du tronc des larves du Triton. Il constate que là, aucun segment contractile déjà formé ne change désormais. Les faisceaux musculaires primitifs, très courts, croissent seulement au niveau de leurs chefs extrêmes. A ce niveau, les fibrilles sont dépourvues de toute striation ; et tout le long d'elles, dans le sens de l'extrémité terminale, on voit émerger les segments contractiles, un à un et tout formés, « comme d'un fonds invisible ». — Par exclusion, M. Heidenhain juge qu'il en doit être de même dans le myocarde sur les confins des pièces intercalaires. Ceci, d'autant mieux qu'en deçà et au delà de ces pièces, les éléments de la substance contractile fixent les matières colorantes avec plus d'intensité : exactement comme il arrive aux extrémités des faisceaux primitifs des muscles striés embryonnaires du Triton ; c'est-à-dire là où, segment contractile après segment contractile, se dégage du dispositif fibrillaire terminal et lisse la substance contractile striée en travers.

Il faut le dire, tout ceci n'est que raisonnement théorique savamment conduit au profit d'une conception idéaliste et établie *a priori* du rôle des bandes striées. L'auteur, reconnaissant que ce rôle ne consiste pas dans la soudure de myoblastes préalablement séparés, ni dans la subdivision en cellules musculaires distinctes d'une fibre préalablement indivise, (ce qui est parfaitement exact), il l'envisage autrement. Et *par exclusion*, il attribue aux bandes striées le rôle tout hypothétique de *pièces contractiles de conjugaison*, destinées à verser à la substance contractile des éléments d'accroissement nouveaux.

Marceau (1903-*b*) combat avec des arguments légitimes l'opinion de M. Heidenhain. Il fait observer que si, en effet, les bandes striées du myocarde des jeunes animaux se différenciaient, après accroissement, en donnant naissance, à partir d'une de leurs faces, à de nouveaux éléments musculaires, on devrait forcément rencontrer alors au moins quelques-unes de ces bandes dont la hauteur atteignît ou dépassât celle d'un segment contractile normal, c'est-à-dire prêtes à détacher vers la substance contractile un excédent de matériel. On ne les trouve pas. Bien au contraire, on ne rencontre dans les jeunes myocardes, qui auront ultérieurement beaucoup de bandes intercalaires, que quelques-unes de ces bandes seulement, et toujours très étroites. Ces bandes étroites sont des formations en cours de développement individuel progressif, non des formations mûres et exubérantes telles que celles qu'on pourrait supposer, d'après l'hypothèse même de Heidenhain, prêtes à céder quelque chose de leur matériel structural. Et d'ailleurs, tant que le myocarde des jeunes animaux accroît ses dimensions, les bandes y manquent presque. Si bien que l'instrument même de la croissance axiale des fibres cardiaques ferait alors défaut, tandis qu'il est évident que la fonction morphologique de croissance s'exerce précisément au maximum. De plus, les bandes intercalaires présentent, surtout chez les jeunes animaux, des réactions histochimiques qui leur sont d'une part spéciales, et d'autre part absolument étrangères à celles des disques épais qu'elles seraient pourtant présumées former. Enfin, comme le fait remarquer v. Ebner (1902-*b*), elles seraient isotropes, tandis que les disques épais, si petits qu'on les puisse observer, sont anisotropes. La pièce intercalaire est donc, dit justement alors Marceau, d'une nature essentiellement différente de celle du disque épais. Quant à conclure, comme le fait v. Ebner, que cette propriété optique de monoréfraction correspond au phénomène d'une strie de contraction, c'est attribuer à la strie de contraction, dont nous ne connaissons en somme ni les conditions de réalisation, ni même l'existence réelle,

des propriétés tout aussi hypothétiques que celles dévolues par M. Heidenhain aux bandes striées, en tant qu'origines et matrices de nouveaux segments de la substance contractile.

Il faut abandonner totalement la manière de voir de M. Heidenhain quant à la fonctionnalité des bandes striées. Ces bandes censées, dans son hypothèse, constituer des réserves de substance contractile active — c'est-à-dire celle de disques épais nouveaux — n'en renferment pas trace, et ceci à aucune époque de leur évolution. Leur apparition, censée en rapport avec la croissance des fibres myocardiques, ne se fait (chez les quelques animaux où elle s'effectue) qu'au terme de cette même croissance. Il est indispensable de chercher une autre interprétation.

Fonction morphologique des bandes striées.

C'est ce que s'est efforcé de faire Marceau (1903-*b*). Il part de ce principe, solidement établi d'ailleurs par l'analyse histologique, que les bandes striées « sont des disques minces modifiés au point de vue de leur dimension en épaisseur et de leur structure » (*fig. 23*). Telle est, en effet, on peut l'affirmer avec certitude, leur *fonction morphologique*. Quant à savoir si les segments contractiles situés en deçà et au delà des

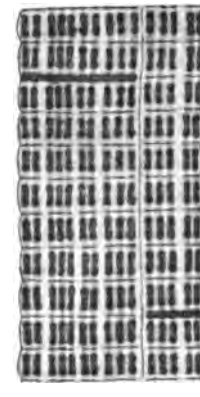


fig. 23. — Fragment d'une fibre cardiaque d'un cordage musculaire du ventricule droit chez un Mouton adulte. Fixation au repos et en extension par le liquide de Zenker. Coloration à l'hématoxiline ferrique et éosine (Marceau, 1903-*b*).

Deux bandes striées assez distancées; chacune d'elle est formée de bâtonnets courts en forme de grains, répondant chacun à la traversée d'une fibrille *dans la ligne exacte du disque mince;* ce disque apparaît ici à peine modifié.

Un refend sarcoplasmique longitudinal règne entre ces deux bandes et les dépasse. A droite et à gauche de ce refend, la striation transversale est restée concordante.

bandes striées, et qui lui ont semblé présenter des caractères plus ou moins embryonnaires, sont effectivement des éléments musculaires de nouvelle venue, c'est une question que Marceau se contente de poser sans la trancher définitivement. En telle hypothèse, les bandes striées pourraient de quelque façon être en rapport avec l'augment continu de la substance contractile ; non pas en lui cédant des éléments nouveaux, mais en constituant de distance en distance des appuis pour la production interstitielle de nouveaux éléments contractiles au sein des fibres myocardiques déjà parvenues à l'état adulte. Ceux-ci se for-

Les bandes striées répondent à des lignes de disques minces modifiés.

meraient non aux dépens des bandes striées, mais à leur contact ; et en le faisant inégalement, ils détermineraient la configuration en escalier. MARCEAU a vu en effet que, chez les jeunes Mammifères, les bandes striées apparaissent d'abord sous forme de simples lignes transversales ; puis plus tard elles prennent progressivement la disposition scalariforme. Seules, d'ultérieures recherches pourront déterminer la valeur de cette conception ; nous ne possédons pas présentement des éléments suffisants pour la discuter.

En dehors de là, MARCEAU se demande — et pensons-nous avec raison — si la présence des bandes striées n'est pas liée à la disposition rétiforme des fibres myocardiques ; puisqu'elles n'existent pas dans les fibres striées des muscles ordinaires, qui ont la même substance contractile, mais dont les directions sont parallèles et rectilignes d'un chef à un autre des faisceaux primitifs. — Dans ces conditions les bandes, qui sont essentiellement formées de disques minces modifiés, c'est-à-dire de pièces de charpente renforcées, seraient chargées de maintenir les éléments longitudinaux de la substance contractile fortement unis et comme fasciculés entre eux de distance en distance pendant leur contraction : ce qui les empêcherait de se dissocier par un mouvement de divulsion en divers sens, dès que cette contraction se produit et, en même temps, se propage dans l'axe de chaque ramification de la fibre myocardique qui en est le siège. Alors, en effet, dans chaque branche et parallèlement à la marche de celle-ci, les fibrilles se tendent. Sans la présence des bandes striées plus solides au niveau ou au voisinage des points nodaux, il en résulterait une véritable divulsion de la substance contractile au sein de ces points nodaux ou des fourches de bifurcation des fibres.

A l'appui de cette manière d'envisager le rôle des bandes striées, MARCEAU fait observer que chez les Oiseaux, où les mailles du rets myocardique sont étroites et très allongées, les bandes striées sont plus rares que chez les Mammifères où ces mailles sont larges et les angles de bifurcation des fibres cardiaques relativement très ouverts. Elles sont aussi plus rudimentaires, apparaissent plus tardivement et même elles manquent chez certains Oiseaux. Et elles manquent également partout où les fibres cardiaques ont leurs branches jointives, c'est-à-dire rendues aussi parallèles que possible — comme c'est le cas chez les embryons de tous les Vertébrés et aussi chez tous les Vertébrés adultes à sang froid. En résumé, plus les branches des fibres myocardiques divergent, plus nombreuses et développées apparaissent les bandes striées sur leur parcours : phénomène morpholo-

gique en rapport avec la résistance, devenue alors nécessaire, à l'effort de divulsion exercé sur la substance contractile des fibres à leurs points de concours, par la propagation simultanée de la contraction musculaire dans une série de sens divergents (1).

(1) MARCEAU, de même d'ailleurs qu'auparavant l'avait fait HOCHE (1897), a observé que les bandes striées scalariformes séparent souvent des segments de la fibre myocardique où la substance contractile apparaît sous des attitudes différentes. Il admet également que celle de ces attitudes dans laquelle les demi-disques épais sont venus s'accoler à la strie intermédiaire d'Amici répond à la *contraction*, tandis que celle où les deux moitiés du disque épais sont restées voisines l'une de l'autre et où le disque d'Amici est doublé d'une large bande claire répond au *repos*. Cela posé, il observe que, tandis que sur les fibres myocardiques qui n'ont point de bandes scalariformes (fœtus de Mammifères, jeunes Oiseaux), on passe graduellement d'une zone de la fibre présentant l'attitude de repos à la suivante où apparaît l'attitude de contraction, dès qu'il y a des bandes striées il n'en est plus de même. D'un côté de la bande il y a l'attitude de repos, de l'autre celle de contraction.

Partant de là, il fait cette hypothèse : « Lors de la systole cardiaque, une partie seulement des segments des fibres doit se contracter pendant que les autres restent au repos et les bandes transversales scalariformes striées séparaient précisément ces segments au repos et en contraction, se comportant ainsi comme des tendons minuscules répartis suivant la longueur de ces fibres. » (MARCEAU, 1903-*b*, p. 302.)

Pour vérifier cette hypothèse, il fixe d'abord des fragments d'un myocarde en rigidité cadavérique, c'est-à-dire ayant des cavités ventriculaires presque nulles ; et il constate que tous les segments des fibres intermédiaires aux bandes striées ne sont pas en attitude de contraction : un certain nombre sont restés au repos. De plus, il a calculé que les longueurs respectives d'un segment d'une fibre cardiaque au repos et d'un autre en contraction, sont entre eux comme les nombres 9 et 4. C'est-à-dire qu'une fibre contractée à fond aurait perdu plus de la moitié de la longueur qu'elle mesurait au repos. D'autre part, en mesurant chez différents animaux les principales dimensions du cœur d'une part en diastole, d'autre part en systole complètes, puis en construisant un graphique à l'échelle, on peut mesurer assez exactement le raccourcissement de certaines fibres dont le trajet est connu. Or, dit MARCEAU, en faisant cette opération, on arrive précisément à cette conclusion, que leur raccourcissement est bien moins considérable qu'il devrait l'être si ces fibres se contractaient en totalité. Il suit de là qu'on est amené à conclure : — *a*) ou bien que lors d'une systole cardiaque les fibres se contractent dans toute leur longueur, mais incomplètement, c'est-à-dire *pas à fond* ; — *b*) ou bien qu'une partie seulement de leurs segments se contractent complètement, tandis que les autres restent au repos.

Il a essayé, vainement, de vérifier laquelle de ces deux hypothèses est la vraie, en fixant aussi rapidement que possible une portion du cœur d'un Lapin, au moment où il est tétanisé par un fort courant induit, par une injection interstitielle d'une solution presque saturée de sublimé dans l'alcool absolu, additionnée de 5 p. 100 d'acide acétique cristallisable. Or, en de telles conditions, la substance contractile, cependant saisie net, en apparence, au moment ou elle était contractée à fond, donne des images de sa striation transversale sensiblement identiques à celles que HOCHE, MARCEAU, et avec eux tous les tenants de la théorie de MERKEL, rapportent à l'*état de repos*.

Un tel résultat, qui a très nettement étonné MARCEAU, ne saurait cependant surprendre beaucoup ceux qui, comme le signataire de cette note, ont essayé de résoudre quelques-unes des questions d'histophysiologie relatives à la substance contractile des muscles striés. Il n'est pas peut-être de matière plus difficile ni d'expériences plus délicates à conditionner. Et l'on n'est jamais sûr de rapporter les images qu'on voit à un état réellement déterminé du muscle, si celui-ci n'a pas été *fixé-tendu et contracté tout à la fois*. C'est pourquoi, malgré l'intérêt du sujet et le mérite des observateurs et des expérimentateurs qui se sont succédé, nous ne voulons pas aborder ici la discussion des faits précédents. Ce n'est pas que nous en contestions la portée possible ; mais bien uniquement parce que nous savons que le déterminisme des faits observés n'ayant pu être établi, nous manquons de documents pour en faire la critique. Celle-ci ne sera, du reste, à sa vraie place que dans une revue sur les muscles striés considérés en général. Le cœur est à ce point de vue un médiocre objet d'étude ; justement parce que, ses fibres se poursuivant dans tous les sens, on ne peut naturellement en mettre une en contraction et la fixer telle

Toutes ces considérations sont extrêmement intéressantes et elles nous paraissent très justes. Il faut y ajouter cette remarque de MARCEAU, que l'élasticité des bandes transversales striées, allongées et tendues au maximum à chaque stade de contraction, favorise nécessairement le retour rapide de la fibre myocardique au repos, et joue non moins son rôle dans le fusionnement et donc dans le rendement mécanique terminal de la contraction musculaire. Cela dit et comme conclusion du tout, il sera peut-être opportun de donner à notre tour une opinion sur la fonctionnalité du dispositif scalariforme. Nous le ferons en partant de données exclusivement histologiques.

Chaque bande transversale striée répond histologiquement, et à peu près trait pour trait, à la zone entière d'un disque mince complexe des fibres musculaires de la patte des Insectes. Là où elle prend place sur le travers soit entier, soit seulement partiel de la fibre cardiaque, cette bande striée doit donc être présumée exercer les fonctions d'un disque mince hautement différencié, amené (comme le dit justement MARCEAU) à l'état de « pièce de perfectionnement » au sein de la substance contractile.

Élargie par la transformation qui aboutit à l'amener à l'état de bande transversale striée, la zone du disque mince montre désormais deux formations nettement distinctes :

Substance fondamentale claire de la bande striée.

a) Une substance fondamentale claire, très ductile et élastique comme il apparaît bien au début de la dissociation segmentaire où elle prend alors le pas. Cette substance est analogue à celle des bandes claires ; elle en diffère pourtant par son chimisme un peu particu-

avec certitude, dans des conditions de tension, par exemple, qui soient identiques dans toutes ses parties.

Il n'y aurait même à ce point de vue rien d'extraordinaire à ce que les différences d'attitude contractile dans les divers segments qui se poursuivent le long du trajet d'une fibre, par exemple dans l'espèce de contracture où la rigidité cadavérique met le cœur, fussent dues à un phénomène analogue à celui d'où résulte l'*onde d'Aeby*. Celle-ci court le long des fibres striées détachées de leurs insertions. Quand un cœur se fixe lentement en contracture après la mort — *qui le prend toujours en diastole* — ses fibres rameuses reviennent progressivement sur le vide, puisque les cavités cardiaques ont évacué le sang ou ne le tiennent plus sous tension. Un de leurs points d'appui leur manque dès lors ; et il serait périlleux de conclure de l'état qu'elles prennent à une attitude de contraction ou à une de repos. Il est au contraire vraisemblable qu'elles sont parcourues par des variations agoniques de l'état de leurs éléments contractiles. Les observations de HOCHE et de MARCEAU auraient même en ce cas un intérêt, en montrant que les bandes striées scalariformes opposent une série d'obstacles à la propagation de ces variations ultimes le long des fibres myocardiques. Et ceci expliquerait que, par contre, là où il n'y a pas de bandes striées, les variations se propagent avec des alternances reliées par des intermédiaires ménagés, tout comme le fait une onde d'Aeby le long d'une fibre striée de la patte des Insectes détachée de ses insertions et conservée vivante dans des conditions convenables. L'expérience de MARCEAU montre aussi un fait très intéressant, c'est à savoir que lorsqu'on tue net une fibre striée contractée à fond, mais qui n'est pas maintenue de façon à ne pas pouvoir se relâcher, elle se relâche avant de mourir et est fixée dans une attitude de repos.

lier, assez analogue à celui de la strie de Hensen (1). C'est une pièce élastique devenue puissante. — Pour tout le faisceau d'éléments fibrillaires traversé par le parcours de la bande striée, elle restituera par suite, au début de la diastole, une quantité considérable de force vive emmagasinée par sa tension. Elle rendra ainsi la contraction plus efficace et plus homogène tout le long du faisceau qu'elle intéresse, c'est-à-dire selon la direction axiale de celui-ci.

b) Les bâtonnets de la bande striée constituent, sur le trajet des fibrilles de ce même faisceau intéressé par le parcours de la bande, une palissade de disques minces renforcés, c'est-à-dire de pièces de charpente plus solides. Une série de faisceaux fibrillaires, ainsi avantagés par des bandes striées successives sur le parcours de la fibre rameuse dont ils font partie, reliés en outre en bloc au niveau de chaque bande par sa substance fondamentale qui englobe et soude tout — éléments fibrillaires aussi bien qu'interlignes sarcoplasmiques, — formeront également au sein de la substance contractile une individualité distincte, le long de laquelle pourra s'exercer la contractilité suivant un mode plus rapide, plus homogène et mieux déterminé dans un sens prépondérant, lequel correspondra à l'axe même, au sens de marche, des éléments fibrillaires ainsi groupés. Autrement dit, ceux-ci deviendront ce qu'on pourrait appeler *isaxiocontractiles* (2) tout du long de la fibre entière. Ceci, à la condition que, de distance en distance sur leur parcours entier, les bandes striées se succèdent de façon à continuer à leur assurer une individualité suffisamment distincte au sein du reste de la substance contractile.

Bâtonnets.

Groupement des fibrilles par faisceaux iso-axio-contractiles.

On aurait ainsi l'explication toute naturelle de deux faits : la disposition en escalier et cette autre, indiquée par M. Heidenhain, qui consiste dans l'existence, en ce cas, de ce qu'il appelle un « sarcolemme intermédiaire » entre les paliers successifs d'une seule et même bande scalariforme. En effet, nous avons dit, au début même de ce paragraphe, que dans les fibres striées ordinaires, les divers groupes longitudinaux de substance contractile, — cylindres de Leydig ou feuillets, — jouissent déjà d'une certaine individualité. Fixés net dans le

Raison d'être du « sarcolemme intermédiaire ».

(1) Sur les muscles des pattes du Lucane-Cerf, où les disques minces compliqués ont été colorés en rouge par l'action successive du picrocarminate et de la glycérine acétifiée, la substance fondamentale de la zone des disques épais est tout aussi nette que sur une bande striée scalariforme du myocarde. Elle est légèrement teinte en rose. Sur les fibres bien tendues, la strie de Hensen reste incolore; mais si ces mêmes fibres sont revenues sur elles-mêmes, la strie de Hensen est colorée en rose exactement comme la substance fondamentale de la zone des disques épais.

(2) Ou, si on le préfère, *iso-axio-contractiles*, c'est-à-dire contractiles ensemble et de même façon, suivant une même direction, à eux particulière, au sein de la fibre rameuse complexe.

muscle tendu-contracté, ils se présentent souvent en striation discordante. A plus forte raison, le feraient-ils dans une fibre myocardique dont la substance contractile serait divisée en faisceaux ou en rubans isaxiocontractiles; et c'est là précisément ce que M. Heindenhain a constaté au niveau des escaliers. Et un autre signe histologique de leur individualisation relative au sein de la fibre entière, serait la différenciation, à leur périphérie et au sein du reste, d'une bande longitudinale d'exosarcoplasme telle que celle qu'on a décrite entre les paliers sous le nom de « sarcolemme intermédiaire ». Au point de vue histologique pur, le seul auquel nous entendons ici nous placer, les bandes striées transversales, apparaissent donc comme des formations essentiellement fasciculantes, portant au plus haut degré, par une évolution particulière de celle-ci, la fonctionnalité de la *zone du disque mince*, à laquelle répond morphologiquement toute bande transversale striée dans les fibres myocardiques.

Si ce principe est adopté, on devra s'attendre à voir la formation de perfectionnement, qui renforce les fibres myocardiques en attelant leurs segments consécutifs, bien que continus, par un système de pièces élastiques, et qui aussi dirige la secousse contractile de façon prépondérante dans son sens de marche le plus efficace pour l'exécution de la fonction, — on la devra voir, disons-nous, se développer au maximum quand le travail du cœur acquiert son maximum d'activité. Et cela arrive en effet chez les Vertébrés supérieurs de vie par le sang très active et aussi de haute taille. L'apparition des bandes striées coïncide alors avec l'état tout à fait adulte, où le travail mécanique du cœur doit satisfaire à l'irrigation d'une masse organique maxima. Quand le travail du myocarde doit s'accroître encore en vertu d'obstacles d'ordre pathologique, le rôle des bandes striées s'élargit du même pas. Alors elles se multiplient. Le moment est maintenant venu de dire ce qu'elles deviennent alors que l'énergie cardiaque a dû céder aux résistances antagonistes, et qu'on se trouve désormais en présence de ce que nous avons appelé la *myocardite segmentaire* (Renaut et Mollard, thèse de Mollard, 1889. — Renaut, 1890).

§ 3. — Évolution des bandes transversales scalariformes striées dans la dissociation segmentaire. — Bandes de segmentation.

La dissociation segmentaire lésion du myocarde asthénique.

La *dissociation segmentaire* est la grande lésion du myocarde devenu progressivement asthénique: c'est-à-dire qui n'est devenu tel qu'après une lutte prolongée à l'encontre des obstacles qui s'opposent à son

fonctionnement régulier. C'est donc là une lésion commune à une série d'états pathologiques où la musculature cardiaque a cessé peu à peu de suffire à sa fonction essentielle, qui est de produire un jeu successif de systoles et de diastoles normalement efficaces.

Elle porte sur les traits d'Eberth, occupés, on le sait aujourd'hui, par les bandes transversales striées et non par un ciment intercellulaire comme on le croyait lorsque, il y a vingt-sept ans, la valeur de la lésion fut mise en évidence pour la première fois (RENAUT et LANDOUZY, 1877) (1). Elle consiste en une altération progressive de cette bande, qui, nous venons de le voir, répond à une zone de disques minces compliquée, fasciculant et du même coup attelant entre eux, de façon à les rendre isaxiocontractiles, de distance en distance, des groupes de fibrilles distincts au sein de la substance musculaire en apparence homogène des fibres myocardiques rameuses. L'altération de cette zone intercalaire de disques minces spéciaux s'effectue peu à peu. Elle aboutit en fin de compte à la perte de la solidité, de la parfaite élasticité de la bande entière, dont les bâtonnets deviennent ductiles, s'étirent, puis restent grêles, cessent de jouer au bout d'un certain temps leur rôle de disques minces renforcés par l'évolution particulière dont ils avaient été primitivement l'objet. En même temps, la substance fondamentale brillante, homogène, énergiquement elle aussi élastique de la bande, difflue et perd ses propriétés. La continuité des fibrilles qui la traversaient devient incertaine, puis elle cesse d'exister. A la place de la bande striée, on trouve une zone transversale large de substance molle comme l'albumine de l'œuf, simplement extensible à merci et dépourvue d'élasticité. Elle est simplement ductile. Sous l'influence des tractions elle s'étire, se divise en filets, se frange et enfin peut se rompre. On trouve au sein d'un pilier, d'une paroi ventriculaire (P.-A. DURAND, 1879) des foyers où pendant la vie ce

La zone de la bande striée devient d'élastique ductile.

(1) La réclamation tardive de VIRCHOW pour la priorité de la découverte de cette lésion est évidemment injustifiée. Elle est conçue en ces termes, dans une note annexée par Virchow lui-même, au mémoire de TEDESCHI (1892) : « Ich darf wohl auch auf die Aufgaben uber die Cohæsions-Verænderung des Muskelfleisches, speciell des Herzens, verweisen, die ich in meiner Habilitations-Vorlesung (1847) gemacht habe.» Le travail auquel il fait allusion est celui sur l'inflammation parenchymateuse.

Historique rétrospectif.

Mais, par contre, il est de toute justice de reconnaître qu'EBERTH, dès 1866, avait vu la dissociation segmentaire, mais sans lui attribuer aucune importance anatomo-pathologique. « Sur des coupes au rasoir de cœurs pigmentés, dit-il, on observe, même à l'état frais et sans le secours de réactifs ou d'aiguilles, la dissociation en cellules isolées. On a considéré celles-ci jusqu'à maintenant, comme des fragments d'éléments musculaires altérés et devenus très fragiles. Souvent, en dehors de la pigmentation, je n'ai pu trouver aucune autre altération du muscle, et par suite il y a lieu de croire que la facile dissociation en cellules dépend plutôt d'une fragilité du ciment que de celle de la masse contractile. » (EBERTH, *Die Elemente der quergestreiften Muskeln*. Virchow's Archiv. 1866). Il est à peine besoin d'ajouter que RENAUT et LANDOUZY n'avaient point connaissance, en 1877, de ce passage d'EBERTH.

processus est parvenu à son terme, et où les fibres myocardiques sont réduites en segments désorientés et brouillés entre eux comme les dés d'un jeu de dominos. Alentour, les fibres sont parfois saines, ou bien elles sont le siège d'une altération moins marquée. Elles gardent souvent encore l'ordonnance rameuse, mais en se montrant barrées

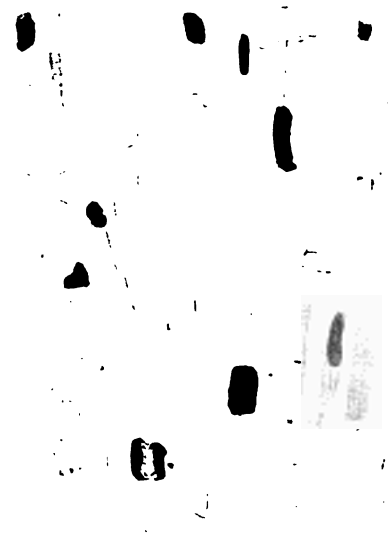


fig. 24 — **Dissociation segmentaire.** Foyer de désintégration myocardique montrant des *segments* nucléés et des *fragments*. (Fixation par l'alcool fort. Coloration par l'Hématéine-éosine).

On voit, *sur la droite de l'observateur*, des fragments et des segments restés en série; *sur la gauche;* ils sont détachés les uns des autres. Les noyaux sont altérés et montrent des empreintes.

de distance en distance par des bandes transversales à divers degrés de dégénération. Ce sont de telles images (*fig. 24*) qui avaient le mieux corroboré la conviction, jusqu'à ces derniers temps partagée par tous, que les fibres myocardiques étaient formées par la succession de cellules musculaires courtes, soudées entre elles par des lignes transversales de ciment, scalariformes ou non (1).

(1) Il n'est pas inutile d'affirmer une fois de plus que la dissociation segmentaire n'est pas une altération cadavérique, puisque cette opinion a été encore soutenue, il y a quelques années, par Hayem, à la *Soc. méd. des hôp. de Paris*, à l'occasion d'une communication de Ramond (1895). Ce n'est pas le lieu de reprendre ici cette discussion. Nous nous contenterons de rappeler les nombreuses recherches histologiques et expérimentales qui établissent la réalité de l'existence *intra vitam* de cette lésion : Colrat (1879), Chalot (1880), Browicz (1889-1893), Tedeschi (1892), Israël (1893), Œstreich (1894), Renaut (1894), Aufrecht (1895), Mollard et Regaud (1897), Karcher (1898), Streckeisen (1899), Giacomelli (1902), Glogner (1903). De tous les

Résolution des fibres cardiaques en segments et en fragments, sans action de force.

La moindre dissociation, voire la simple agitation dans l'eau d'un fragment de myocarde de la sorte altéré, le réduit en effet en « segments de Weismann » dont la plupart renferment un ou deux noyaux. Mais en outre, dans les mêmes conditions, on peut rencontrer des segments qui ne renferment pas de noyau. Ce sont là des « fragments » a-t-on dit (Israël (1893) Œstreich (1894), et non pas des « segments » — ou cellules musculaires constitutives — des fibres cardiaques. Nous ne reviendrons pas sur les discussions qui se sont produites à ce sujet dans ces dernières années. Le motif de discuter a, en effet, cessé d'exister, avec la croyance à la nature cimentaire des traits d'Eberth et à la signification individuellement cellulaire de chacun des segments des fibres cardiaques compris dans leurs intervalles.

La cause de la dissociation en « segments » de fibres myocardiques nucléées, et en « fragments » plus petits ne renfermant pas de noyau, est en somme univoque. Elle résulte simplement de l'altération, de l'élargissement, de la perte progressive de l'élasticité et enfin de la diffluence des bandes transversales striées ; et non pas du tout de la production de stries de contraction agonique ou de plissement comme jusqu'à ces derniers temps le soutenait v. Ebner (1900). En fin de compte, la lésion *segmente* la fibre myocardique qui en est devenue le siège justement sur les points où l'évolution particulièrement haute des disques minces et de leur zone entière avait créé un dispositif de charpente plus solide, assurant aux parties de substance contractile intéressées par lui au sein de la fibre le maximum d'homogénéité, de solidité et de rendement élastique utiles. Le terme de *dissociation segmentaire* (Renaut et Mollard) sous lequel nous l'avions désignée doit donc subsister ; car la lésion a en effet pour résultat de subdiviser la fibre myocardique, primitivement continue, en une série de morceaux ou *segments* reliés entre eux par des bandes d'une substance ductile qui met naturellement obstacle à l'homogénéité et à l'efficacité ultérieures de la contraction dans la fibre entière,

Bandes de segmentation.

La transformation des bandes transversales striées en *bandes de segmentation* est le résultat d'une évolution rétrograde et progressive. Cette évolution se produit presque normalement par le simple fait des progrès de l'âge *(myocardite segmentaire essentielle sénile*, Mollard, 1889). Après nous, Tedeschi (1892) a en effet rencontré très fréquem-

auteurs qui se sont occupés de la question, seul Dunin (1894) a réussi à déterminer la dissociation segmentaire par la putréfaction, mais dans des conditions tout à fait spéciales: il est nécessaire que le muscle cardiaque subisse la décomposition cadavérique non dans l'air, mais dans l'eau. Et encore la dissociation n'apparaît-elle qu'au bout de 24 à 36 heures et avec des caractères un peu particuliers.

ment la dissociation dans le myocarde de l'Homme au delà de la soixantième, constamment au delà de la soixante-dixième année. Cette lésion est également l'aboutissant commun des hypertrophies cardiaques compensatrices des maladies soit valvulaires, soit satellites de l'artériosclérose et de la néphrite interstitielle. Mais on peut l'observer aussi fréquemment au cours des myocardites aiguës. C'est là même qu'il convient le mieux d'étudier le processus histologique qui aboutit à la constituer.

Le premier phénomène qu'on puisse observer, c'est l'élargissement plus ou moins considérable des bandes striées. Dans la myocardite provoquée expérimentalement chez le Chien, par des injections intraveineuses ou sous-cutanées de toxine diphthérique, on voit les traits scalariformes s'élargir sous forme de larges zones transversales brillantes (Mollard et Regaud, 1897). Marceau (1903-*b*) a fait la même observation dans la myocardite typhoïde. Après fixation au liquide de Zenker et coloration à l'hématoxyline ferrique, il est tout d'abord « frappé » de voir que toutes les bandes scalariformes striées sont considérablement élargies dans le sens de leur hauteur ; tandis que, contrairement à ce qui a lieu normalement, elles sont très peu colorées (voy. *fig. 21*). Elles le sont moins que le reste de la substance contractile des fibres myocardiques et, par le travers de celles-ci, elles tranchent en clair au lieu de se projeter comme des bandes plus sombres. Sous un très fort grossissement, on reconnaît toutefois qu'elles présentent une très fine striation longitudinale déterminée par une palissade de fils minces et allongés. Chacun de ceux-ci répond naturellement à la traversée d'un faisceau fibrillaire. Mais celui-ci, sur son parcours à travers la bande modifiée, n'affecte plus la forme ni les élections du court bâtonnet répondant, — nous l'avons vu plus haut, — au disque mince renforcé et compliqué. Toutefois, dans les régions du myocarde le moins altérées, on reconnaît que les extrémités des fins filaments sont légèrement renflées et ressemblent au « *stratum granulosum terminale* » de Przewoski. Nous pouvons maintenant donner un homologue à peu près certain à cette rangée de grains : elle répond, nous semble-t-il, à la ligne des deux disques accessoires de la zone du disque mince compliqué des muscles moteurs des pattes des Insectes. Marceau fournit une autre explication, fondée sur ses idées relatives au mécanisme de la contraction musculaire : — Il admet que les petits renflements qu'on voit alors aux extrémités des bâtonnets (ou disques minces élongés et altérés) sont produits par la substance « chromatique » des disques épais les plus voisins qui, dans la phase de contraction, viendrait

Bâtonnets grêles des bandes de segmentation.

s'appliquer sur ces mêmes extrémités. Il fournit à l'appui de cette manière de voir une raison : c'est qu'on n'observe pas de grains à l'extrémité des bâtonnets (disques minces) étirés et devenus filiformes, là où, en deçà et au delà de la bande striée, les segments contractiles voisins ont subi une modification dégénérative particulière. Cette modification consiste en ce qu'ils n'ont plus leurs disques épais aisément colorables par l'hématoxyline ferrique ou même qu'on ne les distingue plus du tout. Ils sont dès lors représentés par deux bandes claires irrégulières, « séparant les bandes transversales des extrémités des segments de fibres situés de part et d'autre ».

Cette observation de Marceau est intéressante. Elle vient se joindre aux autres faits (modifications, aspect multiforme et gigantisme des noyaux, état lacunaire de la substance contractile, etc.) relevés il y a déjà longtemps par nous dans la myocardite segmentaire. Ces faits démontrent que les altérations de la fibre cardiaque portent en ce cas sur toutes les parties constitutives de celle-ci, et non pas seulement sur les seuls traits d'Eberth. Et nous conclurons que dans ce cas la fibre, qui a subi le plus ordinairement une atteinte directe, est devenue jusqu'à un certain point inapte à entretenir normalement les diverses édifications définies qui la constituent par leur ensemble.

Dans cette conception, elle devient incapable, au bout d'un certain temps, d'entretenir aussi les zones discontinues et hautement différenciées de disques minces constituant chacune les bandes striées transversales, scalariformes ou partielles, que pour rendre sa fonctionnalité plus parfaite et par l'exercice de celle-ci devenue de plus en plus intense, elle avait édifiées laborieusement sur son parcours. A une évolution progressive des zones de disques minces objets de cette élection, succède dès lors une évolution régressive. C'est cette même explication que nous avions donnée en dernier lieu, quand nous supposions encore que les traits d'Eberth répondaient à des lignes de ciment. Il n'y a aucune raison pour ne pas l'appliquer à la dégénération d'une pièce de charpente de signification différente, mais tout aussi bien issue de l'activité formative de la cellule musculaire, et entretenue de même aussi par la nutrition et la fonctionnalité normales de celle-ci.

En résumé, nous pensons que la transformation des *bandes striées* en *bandes de segmentation* est histologiquement caractérisée par une altération progressive tant de la substance fondamentale que des disques minces développés en bâtonnets de la bande striée. Tous les deux perdent leurs propriétés électives par rapport aux matières colorantes,

leur élasticité, leur solidité. Les bandes se réduisent en fin de compte à de larges traits irréguliers de substance ductile. La fibre rameuse se trouve de ce chef, et aussi bien au point de vue histologique que fonctionnel, morcelée en une série de segments de Weismann attelés entre eux par des traits extensibles, inélastiques, défavorisant la contraction de la fibre entière au point de vue de l'homogénéité, de la rapidité, de la force; au lieu de la favoriser à ces mêmes points de vue comme le faisaient si bien les bandes élastiques. Et voilà pourquoi nous avons eu raison, dès le début, de faire de la dissociation segmentaire la lésion par excellence des myocardes devenus asthéniques.

Les bandes de segmentation répondent toutes à des bandes striées.

Dans un même myocarde altéré soit par une myocardite aiguë, soit par une myocardite à évolution très lente comme la myocardite segmentaire essentielle sénile, on trouve ordinairement tous les intermédiaires entre les lésions de début, consistant simplement dans l'élargissement des bandes striées, et celles tout à fait accusées où, sur les préparations les mieux fixées et faites avec le plus de précautions pour éviter un bouleversement, on trouve les fibres myocardiques morcelées en segments soit demeurés en ordre, soit désorientés et brouillés entre eux. Dans ce dernier cas, Marceau a noté ce fait intéressant que les segments courts, isolés les uns des autres ou reliés encore par des bandes diffluentes très larges, ne portent jamais sur leur travers *aucune bande transversale striée*. C'est donc exclusivement suivant ces bandes que se fait le trait de séparation entre les segments ; il n'y a conséquemment pas de différence essentielle entre la dissociation segmentaire et la fragmentation. Car si cette dernière était, comme quelques-uns l'ont soutenu, le fait d'une fragilité particulière des fibres myocardiques survenue en vertu de certaines conditions pathologiques, il n'y aurait pas de raison pour que les brisures ne se fissent pas sur n'importe quel point du parcours de la fibre. Entre elles conséquemment alors, on trouverait forcément çà et là des bandes transversales striées. Dans les foyers de dissociation où les segments qui résultent du morcellement des fibres rameuses ont été désorientés et comme brouillés les uns avec les autres, le plus souvent entre eux on ne trouve plus de trace des bandes striées devenues diffluentes. Ou bien (préparations faites sans inclusion à la paraffine et conservées dans la glycérine) on peut rapporter aux vestiges de ces bandes des traits plus ou moins étirés, analogues à des fils de mucus, occupant les intervalles des segments brouillés. Cette dégénération ultime de la substance fondamentale des bandes (car il n'y a plus à ce stade de bâtonnets) n'est pas la dégénérescence colloïde, car le carmin ne teint pas

Les segments et fragments isolés ne portent aucune bande striée.

ces bandes en rose. Elles ne réduisent pas non plus le protargol. Il reste à ce point de vue des études à faire pour déterminer exactement les altérations histochimiques qu'elles ont subies ; et ce problème nous apparaît infiniment plus compliqué que lorsque nous pensions, avec P.-A. Durand (1879), à une action dissolvante exercée sur la substance des traits d'Eberth par l'acide sarcolactique, produit en excès par le surmenage musculaire du cœur. Il ne faut cependant pas oublier que les acides faibles exercent sur les bandes transversales striées d'une part, sur les zones de disques minces complexes qui sont leurs homologues histologiques, d'autre part, une action non moins certaine qu'énergique. C'est avec les acides très dilués qu'à l'origine on a pu dissoudre la substance des traits d'Eberth ; c'est à l'aide de ces mêmes acides qu'on a pu fixer le carmin sur les bâtonnets des zones de disques minces complexes, et montrer ainsi que la strie d'Amici est une formation complexe, entièrement différente du disque épais dans une fibre musculaire à contraction brusque.

Action élective des acides sur les les zones des disques minces.

CHAPITRE III

LE RÉSEAU DE PURKINJE

Réseau de Purkinje.

Il existe, sous l'endocarde d'un certain nombre de Mammifères et d'un petit nombre d'Oiseaux (1), un réseau musculaire particulier, qui tapisse les cavités cardiaques et enfonce çà et là des prolongements dans le myocarde. C'est le *Réseau de Purkinje*, qui doit son nom à l'histologiste éminent qui en fit la découverte il y a déjà soixante-cinq ans (Purkinje, 1839, 1845). Pour anciennement connue qu'elle soit, cette formation musculaire très spéciale n'a été étudiée tout à fait analytiquement que depuis quelques années, et de nombreux points de son histoire demeurent encore obscurs. Les histologistes qui se sont succédé lui ont cependant presque tous attribué une grande importance : principalement parce que les éléments du réseau de Pur-

(1) *Répartition des réseaux de Purkinje dans les différentes espèces animales.* — On n'a jusqu'ici constaté l'existence des réseaux de Purkinje que chez les Vertébrés à sang chaud (Oiseaux et Mammifères). Voici un tableau provisoire de leur répartition suivant les espèces, avec l'indication du nom de l'auteur qui, dans chacune d'elles, en a relevé l'existence.

OISEAUX. — Palmipèdes. — Oie (Obermeier, 1866).
Gallinacés. — Poule (Aeby, 1863), Faisan (Obermeier, 1866).
Colombidés. — Ramier, Bizet (Obermeier, 1866), Pigeon (Ranvier, 1875).
Passereaux. — — — — — —
Préhenseurs. — — — — — —
Rapaces. — Oiseaux du genre Alector (Milne-Edwards).

MAMMIFÈRES. — Monotrèmes. — — — — —
Marsupiaux. — — — — —
Porcins. — Porc (Purkinje, 1845), Sanglier (Obermeier, 1866).
Jumentés. — Cheval (Purkinje, 1845).
Ruminants. — Mouton (Purkinje, 1839), Bœuf (Purkinje, 1845), Chèvre (v. Hessling, 1854), Chevreuil (Max Lehnert, 1868).
Carnivores. — Chat, Chien (Aeby, 1863).
Insectivores. — Hérisson (Aeby, 1863), Porc-épic (Ranvier, 1875).
Viverridés. — Fouine (Aeby, 1863), Martre (Ranvier, 1875).
Rongeurs. — — — — — —
Primates. — — — — — —

kinje, furent surtout considérés par eux comme des cellules myocardiques embryonnaires, fixées dans un stade d'évolution inférieur et parachevées ensuite sur ce type devenu chez elles définitif. Elles semblaient donc de prime abord devoir leur donner la clef de la constitution, comme aussi celle de la signification histologique, des fibres myocardiques elles-mêmes.

S'agit-il d'un réseau de fibres cardiaques embryonnaires?

Le réseau de Purkinje n'existe pas chez l'Homme (1), le Lapin, le Lièvre, la Souris, la Taupe ; et ceci à aucun moment de l'évolution de leur myocarde. On ne l'a non plus rencontré chez aucun des animaux à sang froid dont le myocarde a été jusqu'ici étudié. Nous savons d'ores et déjà que ce myocarde demeure chez eux fixé définitivement à un stade de développement inférieur. Si donc le réseau de Purkinje était tout simplement une étape du développement des fibres cardiaques, on retrouverait sinon ce réseau tout à fait typique, du moins quelque chose qui lui ressemble, sous l'endocarde des espèces animales qui n'en possèdent pas à l'état adulte, quand on examine leur cœur dans la série de ses transformations fœtales. Il n'en est absolument rien ; et cela seul eût dû faire rejeter d'emblée, par les histologistes, l'idée qu'on a affaire dans ce cas à une forme des fibres myocardiques simplement fixée, puis développée ensuite à fond sur le type correspondant à un stade embryonnaire ou fœtal.

Grains de Purkinje.

Purkinje, dans son mémoire définitif (1845), décrit la formation qui nous occupe comme « des fibres grises gélatineuses, qui s'étendent en forme de réseau à la face interne des ventricules, directement sous la membrane séreuse, se continuent à la surface des muscles papillaires et s'étendent à la façon d'un pont entre les dépressions de la paroi du cœur, chez les Moutons, Bœufs, Chevaux, Cochons. » L'examen au microscope lui montra que ces filaments sont constitués par une série de *grains*, arrondis ou polyédriques, renfermant un noyau, et entre lesquels régnait un dispositif fibrillaire. Il compara en conséquence chaque « grain » à une cellule ganglionnaire, et les fibrilles à des fibres nerveuses qui en seraient issues. Il ne s'arrêta ni à cette conception car il ne put mettre en évidence dans les filaments un seul

(1) Henle (1876) dit que les fibres de Purkinje existeraient chez l'Homme, au moins pendant les premiers mois de la vie; mais il se contente d'énoncer cette affirmation sans apporter aucune preuve à l'appui. — Gegenbaur (1877) rapporte une observation faite sur le cœur d'un Homme de quinze ans. Dans plusieurs points de la paroi ventriculaire droite, en plein myocarde, et dans l'axe d'une trabécule charnue du même ventricule, il aurait trouvé des filaments de Purkinje tout à fait analogues à ceux des Ruminants. La description qu'il en donne est des plus sommaires. Tous les autres auteurs qui se sont occupés de la question nient l'existence du réseau de Purkinje chez l'Homme.

nerf, et encore moins, comme cependant on le répète constamment, à celle qui eût fait du réseau un plan de cartilage souple doublant l'endocarde : chaque grain répondant à une cellule cartilagineuse, et les fibrilles n'étant autre chose que la substance intercellulaire de ce cartilage devenue fibrillaire. Mais, dès 1845, après avoir constaté par l'action de l'acide acétique que les fibrilles sont striées en travers tout comme les fibres cardiaques elles-mêmes, et d'autre part que ces mêmes fibrilles font corps avec les cellules ou « grains » dans les intervalles desquels elles s'entrecroisent, il conclut qu'il avait en somme découvert une formation musculaire spéciale par sa constitution, et spéciale aussi parce qu'il n'avait pu y mettre en évidence de terminaisons nerveuses. En somme, pour PURKINJE, il s'agit là de cellules musculaires striées particulières (1). C'est, en effet, la signification

Nature musculaire du réseau.

(1) Voici textuellement la description de PURKINJE telle qu'il la donne dans son travail définitif de 1845. L'intérêt, tant historique qu'histologique, n'en peut, pensons-nous, échapper à personne : c'est pourquoi nous la reproduisons ici.

§ 13. — « Sur la surface interne des ventricules du cœur du Mouton, j'ai observé, d'abord à l'œil nu, immédiatement sous la membrane séreuse, un réseau de filaments gris, gélatiniformes, qui, en partie, se poursuivent dans les muscles papillaires et se continuent avec d'autres faisceaux de fibres, en partie passent comme des ponts sur les fentes et dépressions de la paroi cardiaque. A l'examen microscopique, j'ai trouvé ces filaments composés de grains distincts, semblables à ceux des ganglions, pressés les uns contre les autres et paraissant, pour cette raison, polyédriques. — A l'intérieur de chaque grain se trouvent un ou deux noyaux sans enceinte sphérique, comme il en existe dans les véritables grains ganglionnaires. On trouvait de ces grains cinq à dix placés l'un à côté de l'autre dans le sens transversal. Ordonnés en série suivant la longueur, ils formaient les filaments gris. Entre les grains, dans les intervalles de leurs parois, se trouve un tissu élastique de fibres doubles qui, sous l'influence du traitement par le vinaigre, montrent une striation transversale analogue à celle des fibres musculaires cardiaques. Il est difficile de décider si ce sont là de véritables fibres, ou seulement les contours de parois membraneuses qui, comme dans les cellules végétales, entourent la couche granuleuse. La seconde hypothèse me paraît la plus vraisemblable ; parce que, en écrasant les grains, on ne fait jamais apparaître de pareilles fibres. — Dans aucun cas on ne peut les comparer à des fibres nerveuses, telles qu'on les voit dans les ganglions embrasser les sphères ganglionnaires, bien qu'au premier aspect on trouve une certaine ressemblance. Je n'ai jamais réussi à découvrir dans ces files de grains de veritables fibres nerveuses, par quoi elles auraient acquis évidemment le caractère de ganglions.

Pour le moment, je serais disposé à ranger ce nouveau tissu dans le tissu cartilagineux, bien que je ne comprenne pas ce que pourrait être son action, étant donné sa mollesse et la masse musculaire relativement énorme du cœur. (Il me paraît actuellement encore plus vraisemblable de le considérer comme un appareil particulier du mouvement, et de tenir pour musculaires les membranes qui entourent les grains.)

J'ai trouvé de semblables filaments de grains aussi chez le Bœuf, le Porc, le Cheval. Je n'ai pas réussi à en découvrir chez l'Homme, le Chien, le Lièvre et le Lapin.

§ 14. — Dans le voisinage de ces filaments, j'ai trouvé aussi, disséminés isolément, — et dans tous les cœurs de Ruminants jusqu'à maintenant examinés par moi, — des amas particuliers de grains allongés, entourés d'une membrane délicate, que, n'était leur consistance, on serait enclin à considérer comme les œufs d'un parasite quelconque. »

Il s'agit, en effet, de parasites, aujourd'hui bien connus, appartenant au groupe des *Sarcosporidies*. Ils ont été retrouvés par v. HESSLING et avaient été déjà observés par v. SIEBOLD (note complémentaire au travail de v. HESSLING).

Il résulte du texte même de PURKINJE qu'il ne s'est pas arrêté longtemps à l'hypothèse d'un ganglion nerveux, et pas du tout à celle d'une lame de cartilage, comme le répètent les uns après les autres les auteurs qui ont traité du sujet et énoncé les opinions de PURKINJE.

aujourd'hui universellement adoptée. Telle fut, quelques années après, également la conclusion de Kœlliker (1852).

Gaine conjonctive des travées du réseau.

v. Hessling (1854) fit faire tout d'abord un pas à la question en mettant en évidence deux faits importants. Le premier, c'est qu'il existe autour des travées du réseau de Purkinje une gaine conjonctive et élastique qui se bifurque avec elles et les suit sur tout leur parcours. Le second, c'est qu'il existe une série de passages entre les cellules de Purkinje et les fibres myocardiques; et que d'ailleurs celles-ci peuvent se poursuivre sous forme de travées distinctes au loin dans l'épaisseur même du myocarde, pour s'y terminer soit librement, soit en se continuant avec les fibres myocardiques. A la même époque, Reichert (1853) montra que la gaine des travées de Purkinje est une formation lamelleuse du tissu conjonctif, étroitement reliée en outre au dispositif fibro-élastique de l'endocarde et au tissu conjonctif (que nous appellerions aujourd'hui *fasciculant*) du reste de la musculature cardiaque. Il conclut de là, certainement le premier, que les filaments de Purkinje sont des *tenseurs spéciaux de l'endocarde :* conception reprise par l'un de nous (J. Renaut, 1893). et qui semble prévaloir aujourd'hui (Marceau, 1903-*b*), quand bien même elle fut, à l'origine, formellement contestée par Remak (1862).

Caractère embryonnaire attribué aux éléments des travées par Aeby.

C'est Aeby (1863) qui introduisit dans la science cette idée que les filaments de Purkinje sont formés d'éléments représentant et fixant en eux une des phases embryonnaires que traversent seulement les fibres cardiaques avant de parvenir à l'état adulte. De tels éléments, arrêtés dans leur développement et parachevant leur structure propre sur un type fœtal, n'existeraient que chez certains animaux. Chez les autres, dont le myocarde ne renferme pas de fibres de Purkinje, ils subiraient normalement le reste de leur évolution et disparaîtraient conséquemment en devenant des fibres cardiaques ordinaires. Aeby présentait, à l'appui de cette conception, le fait qu'il avait observé des fibres myocardiques divisées en cellules par des parois transversales chez un enfant de trois ans, chez un autre de huit ans et enfin chez un Homme adulte. C'étaient là des raisons légères.

Cependant, lorsque Kœlliker (1867) eut adopté cette manière de voir d'Aeby et déclaré que « les filaments de Purkinje représentent une forme embryonnaire des fibres musculaires du cœur », elle régna pour ainsi dire sans partage. Obermeier (1866-1867), il est vrai, avait objecté que l'on ne peut reconnaître chez le fœtus aucune subdivision des fibres musculaires du cœur « en grains »; et que d'autre part, chez les animaux n'ayant pas à l'état adulte de fibres de Pur-

kinje, il n'en existe pas à des périodes plus précoces du développement. Mais successivement SCHWEIGGER-SEIDEL (1870), RANVIER (1876), P.-A. DURAND (1879) soutinrent ou développèrent cette même conception, qui n'eut, en réalité pendant longtemps, d'autre adversaire que MAX LEHNERT.

Conception de MAX LEHNERT.

MAX LEHNERT (1868) admit, en effet, contrairement à l'opinion courante, que le réseau de Purkinje est constitué par deux éléments indépendants l'un de l'autre, bien que réunis en une seule et même formation. Il comprend pour lui : — *a*) des cellules globuleuses, hyalines, de consistance gélatineuse ; — *b*) un réseau musculaire indépendant, qui naît des fibres cardiaques, Mais, dès 1876, RANVIER montrait de façon formelle que la manière de voir de LEHNERT est positivement insoutenable. Sans doute, dit-il, « si l'on traite par le pinceau un fragment d'endocarde préalablement fixé dans sa forme par l'action longtemps continuée de l'acide chromique ou du liquide de Müller, on peut détruire mécaniquement la partie centrale des cellules de Purkinje et mettre en évidence un réseau musculaire formé par l'ensemble des coques striées qui environnent chacune des cellules. Mais il serait erroné de croire, avec LEHNERT, que les noyaux et le protoplasma qui les entoure sont indépendants du réseau musculaire strié dont ils occupent les mailles. Et tout d'abord, il est difficile de supposer, dans l'état actuel de la science, un système formé par de la substance musculaire absolument indépendante de corps cellulaires » (RANVIER 1880, 24 mars 1876).

Critique de cette conception par RANVIER.

En effet, quand on a opéré comme vient de le dire RANVIER, on met en évidence, purement et simplement, un dispositif rétiforme de substance contractile, *sans aucun noyau sur son parcours*. Donc en ce dispositif, point d'éléments cellulaires. Ceci s'entend de soi, bien que la rédaction des leçons de RANVIER, faite par l'un de nous, n'ait pas insisté peut-être assez sur ce point qui est devenu capital. Car, d'autre part, si RANVIER énonce qu'on peut à l'aide de la potasse à 40 pour 100 subdiviser les travées de Purkinje en cellules distinctes et isolées, emportant chacune avec elle son écorce contractile ; et s'il spécifie qu'entre les cellules règne aussi un trait imprégnable par le nitrate d'argent, — donc intercellulaire ; — ces diverses raisons à l'encontre de l'opinion de LEHNERT, pour catégoriques qu'elles aient dû paraître, il y a maintenant près de trente ans, peuvent sembler aujourd'hui moins décisives. En effet, présentement on a remis en question la spécificité des solutions de potasse et de soude comme agents séparatifs des cellules jointives entre elles ; et même l'existence des

traits marqués entre celles de Purkinje par l'argent a été mise en conteste.

Ranvier (1880) avait, en effet, constaté, comme nous-même l'avons fait depuis (J. Renaut, 1893), que « si avant d'enlever le lambeau d'endocarde, on a fortement argenté la surface de la séreuse, et si, après un séjour de quelques heures dans l'eau distillée, on a chassé à l'aide du pinceau l'endothélium disposé à la surface de l'endocarde, on reconnaît que les cellules qui forment par leur union les filaments de Purkinje sont séparées les unes des autres et soudées entre elles par un ciment qui réduit les sels d'argent. Lorsque les travées du réseau sont constituées par une seule chaîne de cellules soudées bout à bout, le ciment qui les unit forme des traits transversaux perpendiculaires à l'axe de la traînée. Sur les travées plus épaisses, il y a deux ou trois rangs de cellules dans le sens transversal ; les lignes de ciment prennent alors l'apparence de celles qui unissent entre elles les pièces polygonales d'une traînée de dalles. Sur tous les points où le ciment intercellulaire existe, les lignes de démarcation entre les cellules paraissent sous forme de traits droits ».

Ranvier pensait donc, sur de telles données et si particulièrement positives, que les travées de Purkinje étaient résolubles en une série d'individualités musculaires, unies en série dans la travée, et rendues jointives entre elles, selon l'épaisseur de celle-ci, par des lignes de ciment intercellulaire : chaque cellule emportant d'ailleurs avec elle, dans la dissociation, *son écorce contractile striée*, liée à elle-même et faisant partie intégrante d'elle-même. Ceci ruinait — et en effet ruina — la conception théorique de Max Lehnert. Nous pensons, contrairement à l'avis de Schmaltz (1886), que Ranvier avait raison. Schmaltz a adopté sensiblement les idées de Lehnert. Il admet que le dispositif fibrillaire strié régnant dans les intervalles et à la surface des cellules de Purkinje est un pur prolongement (sans noyaux) de la substance contractile des fibres myocardiques au pourtour de globes protoplasmiques nucléés, jouant un rôle d'ailleurs indéterminé dans l'exercice de l'activité musculaire cardiaque. Ce sont là des mots. Les faits énoncés par Ranvier et par nous-mêmes sont des faits. Au sujet de ceux-ci, il faut peut-être en appeler à une interprétation plus analytique, et conséquemment plus approfondie, des images mises en évidence par la méthode de l'argent, — laquelle, d'ailleurs, n'est pas facile à convenablement pratiquer ici, en même temps que les résultats qu'elle fournit ne sont pas, non plus, toujours susceptibles d'une

interprétation exactement tranchée quand on n'envisage qu'eux seuls (1).

De ce qu'il existe, en effet, un trait séparatif marqué par l'argent sur les confins de corps évidemment cellulaires — uni- bi, - ou multinucléés comme le sont les cellules de Purkinje — il ne s'ensuit pas que les édifications marginales ou tangentielles de ces cellules — telles que sont celles représentées par les éléments longitudinaux de la substance contractile — soient absolument discontinues de cellule formative de chacun d'eux à cellule formative suivante. Les fibres unitives des cellules malpighiennes d'une part, d'autre part les fibres névrogliques, montrent précisément le contraire. Ce sont là des faits dont l'explication théorique peut tarder à venir, mais qui n'en sont pas moins des faits. Et en parallèle de ceci, nous pouvons poser cet autre fait, parfaitement positif, signalé quant aux travées de Purkinje par l'un de nous (J. Renaut, 1893), puis par v. Ebner (1900). C'est à savoir que les fibrilles de l'écorce contractile des cellules de Purkinje se continuent sans interruption aucune d'un corps cellulaire à l'autre, et qu'elles ne sont intéressées, dans leur entière continuité, par aucun trait transversal de ciment placé sur leur trajet. Quant à la façon dont v. Ebner explique la limitation apparente des cellules de Purkinje par des « stries d'épaississement », nous ne reviendrons pas sur ce que nous avons dit plus haut à propos de cette formation tout à fait hypothétique. Hoyer (1901), par la méthode de coloration à l'hématoxyline ferrique, a d'ailleurs constaté, comme v. Ebner, la continuité des éléments fibrillaires de l'écorce des cellules de Purkinje dans des régions correspondant à des corps cellulaires en apparence distincts et successifs. Cependant il a vu des lignes noires fortement marquées, répondant aux limites présomptives des cellules consécutives. Ces lignes sont placées transversalement sur le trajet des fibrilles également

(1) Nous avons exposé la discussion classique de l'opinion de Max Lehnert, mais en relisant attentivement le mémoire de cet auteur dans le texte original, il nous a paru que sa pensée avait été infidèlement traduite. Lehnert dit bien que les filaments de Purkinje se composent de bandes de fibrilles musculaires striées qui naissent de la substance musculaire du cœur et qui, en s'entre-croisant de façons très variées, forment un réseau de mailles, mais nulle part il ne parle de cellules distinctes comprises dans ces mailles. Il dit exactement ceci : « D'autres trousseaux de fibrilles, ou les prolongements des premières, traversent ces mailles dans les directions les plus diverses et les remplissent complètement, ou en laissant subsister des lacunes où se trouve une substance hyaline, gélatineuse. En outre, on trouve constamment dans les mailles des noyaux musculaires avec des granulations pigmentaires et quelques gouttelettes graisseuses. Cette masse hyaline, avec les noyaux musculaires, n'est pas autre chose, comme le montre l'histoire du développement, que le reste du matériel de formation qui a servi à l'élaboration des filaments de Purkinje ». Et il decrit, en effet, l'apparition, chez l'embryon de Mouton de 9 centimètres, de fibrilles musculaires au sein d'une substance fondamentale hyaline homogène, pourvue de noyaux identiques à ceux de la musculature cardiaque proprement dite.

transversales qui séparent, en les étranglant, les divers renflements protoplasmiques successifs présumés répondre à autant de corps cellulaires distincts. Il conclut que « les cellules de Purkinje représentent des éléments musculaires modifiés en leur développement, qui ont été arrêtés dans leur croissance longitudinale et qui se sont développés dans leurs dimensions transversales. Dans ces cellules, des fibrilles se sont néanmoins formées à la périphérie, et elles courent de cellule en cellule sans interruption ».

Hoyer ajoute que les fibrilles forment à elles seules les ponts de réunion entre les cellules isolées en apparence les unes des autres sur leur périphérie ; tandis que ces cellules demeurent au contraire séparées les unes des autres dans leur partie centrale. Il semblerait résulter de là que les lignes brisées qui limitent les cellules de Purkinje n'intéressent pas les fibrilles qui marchent de cellule en cellule sans s'interrompre. Elles ne représenteraient pas, par suite, les lignes de ciment décrites par Ranvier (1880) et par l'un de nous (Renaut, 1893). Cette conclusion résulte d'une compréhension inexacte des deux textes. Il fut toujours dit, et dans les deux, spécialement dans le dernier, il a été figuré (voy. fig. 26), que les éléments longitudinaux de la substance contractile passent indiscontinus de cellule en cellule. La seule question qui reste en litige, c'est de savoir si un trait différencié ne passe pas par la ligne des disques minces, sur les confins d'une cellule et d'une suivante, par le travers de la substance contractile. C'est là un point qui n'avait pas été, à l'heure qu'il est, tranché définitivement (1).

(1) Hoffmann (K.-H) [1902], dans un travail étendu sur les cellules de Purkinje, a repris toutes ces questions; et il conclut, comme à la même époque Marckau (1902), qu'il n'y a pas de substance intermédiaire aux cellules. Il distingue en elles deux parties, l'une centrale, homogène et l'autre périphérique, striée. Les fibrilles issues de la partie striée passent sans discontinuité d'une cellule à l'autre et c'est là ce qui explique l'adhérence des cellules entre elles au sein d'une même travée. Il aurait constaté que les noyaux se divisent quelquefois par mitose, mais le plus souvent par division directe, amitosique. Il conclut que les cellules de Purkinje se multiplient activement; et comme, d'autre part, elles se transforment aux extrémités des travées en fibres cardiaques, K.-H. Hoffmann conclut que le réseau de Purkinje est un réservoir d'éléments myocardiques nouveaux, dont la fonctionnalité consisterait à satisfaire à la multiplication des fibres myocardiques et à la régénération de celles qui, prématurément, sont mortes ou bien ont subi l'atrophie.

Dans cet ordre d'idées, l'auteur étend considérablement le domaine des fibres de Purkinje en rapportant aux cellules de Purkinje des formes particulières qui s'écartent sensiblement de celles que les auteurs précédents avaient considérées comme typiques. Il admet, comme v. Hessling, que les filaments de Purkinje se poursuivent : 1° dans l'endocarde ; 2° dans le myocarde ; 3° sous le péricarde. Il en attribue la possession, au moins éventuelle, à tous les animaux supérieurs, y compris l'Homme, chez lequel aucun des observateurs ni lui-même (embryons humains — Homme de vingt-cinq ans) n'en a rencontré. Ceci se comprendrait si l'hypothèse de K.-H. Hoffmann était vérifiée : les poussées de cellules cardiaques de rénovation par les fibres de Purkinje ne s'opérant pas, chez tous les animaux, de façon continue.

L'auteur admet que lorsque les cellules se divisent, leur corps cytoplasmique seul

§ 1er. — Constitution des fibres du réseau de Purkinje

Étude analytique du réseau de Purkinje.

Dans le cœur du Mouton et du Bœuf, qu'on peut prendre pour exemples parce que le réseau de Purkinje y est bien développé, on voit facilement ce réseau sous l'endocarde des cavités cardiaques. Il se montre sous forme d'un rets irrégulier de filaments délicats, rubanés, translucides et d'un gris perlé. Ces filaments dont le diamètre varie et qui souvent prennent l'aspect de rubans troués comme à l'emporte-pièce, sont soujours suivis par le tissu adipeux dans la portion plane du réseau qu'ils forment sous l'endocarde. Chacun d'eux est bordé à droite et à gauche par une traînée de vésicules adipeuses. L'ensemble dessine un filet à mailles larges appliqué sur la face profonde de l'endocarde ventriculaire. Il est surtout apparent, chez le Mouton, au niveau de la cloison interventriculaire et sur les muscles papillaires des valvules. En effet, en ces points le tissu adipeux qui accompagne chaque filament comme un satellite est plus abondant, et le met davantage en évidence. D'autre part, le réseau est plus développé, à mailles plus serrées formées par les concours de filaments de diamètre environ double, dans le ventricule gauche comparé au droit (v. Hessling). Mais, en somme, on le retrouve partout, même dans les oreillettes, contrairement à l'opinion d'Obermeier qui prétendait limiter son existence aux cavités ventriculaires. — Il envoie des expansions dans les cordages tendineux allant d'une paroi ventriculaire à l'autre (Obermeier) et aussi des prolongements plus ou moins massifs, simples ou multiples, à l'intérieur des colonnes charnues qui réticulent la face interne des ventricules ou vont d'une paroi ventriculaire à l'autre (Marceau, 1902). C'est souvent de là que les filaments de Purkinje se poursuivent dans les cordelettes tendiniformes interpariétales. Quand celles-ci se bifurquent, on voit la traînée de Purkinje qui court dans son axe subir elle aussi une bifurcation en Y ainsi que l'a montré Durand (1879). — Enfin, quand on enlève l'endocarde par simple arrachement, le réseau

Filaments de Purkinje.

Traînées adipeuses satellites.

Distribution des fibres de Purkinje dans le myocarde.

se sépare, tandis que les feuillets de substance contractile ne se séparent pas sur les confins des territoires cellulaires. De là, l'association des cellules par leurs écorces contractiles de plus en plus différenciées; tandis que leur protoplasma granuleux central et leurs noyaux n'en constitueraient pas moins, pour chaque grain de Purkinje, des territoires autonomes.

Il y aurait lieu de vérifier l'existence des mitoses dans les fibres de Purkinje des animaux adultes. K.-H. Hoffmann est à peu près le seul à en admettre l'existence, qui aurait une haute portée théorique.

de Purkinje se détache avec lui de la surface interne du myocarde. Sous un faible grossissement, on peut facilement alors reconnaître que, sur certains points, les fibres grises qui forment les mailles du réseau se continuent directement avec les fibres arborisées du tissu musculaire cardiaque comme l'avait indiqué v. Hessling.

Travées intra-myocardiques.

D'autre part, et également comme l'avait affirmé v. Hessling, on peut reconnaître par la méthode des coupes que le réseau de Purkinje engage souvent des traînées dans l'épaisseur du myocarde où elles se poursuivent telles quelles et souvent très loin : non comme il le pensait jusque sous le péricarde viscéral, mais cependant parfois jusqu'à une faible distance de celui-ci (Marceau). Ces *traînées intra-myocardiques* sont en général assez grêles et isolées au sein des fibres cardiaques ; elles conservent cependant parfois un certain volume et sont reliées les unes aux autres par des anastomoses latérales allongées. En revanche, le dispositif de Purkinje ne paraît pas se prolonger des muscles papillaires tenseurs des valvules mitrale et tricuspide, où il est pourtant très accusé, dans les petits tendons des valvules (Marceau). Cela tient probablement à ce que le réseau de Purkinje n'occupe que la surface sous-endocardique des muscles moteurs valvulaires. S'il s'agit, d'ailleurs, comme nous le soutenons, d'un agent de tension de l'endocarde, il n'aurait aucune fonctionnalité à exercer sur les valvules auriculo-ventriculaires, qui sont des lames homogènes sans endocarde distinct, ou plutôt sans endocarde mobilisable, à leur surface.

Éléments cellulaires des travées de Purkinje. — Les éléments que Purkinje appelait des *grains* et qui, par leur réunion, forment les filaments des travées, sont évidemment de nature cellulaire puisqu'ils renferment chacun au moins un, souvent deux, trois noyaux ou même davantage. C'est pourquoi on les appelle souvent aussi *cellules des travées* ou *du réseau de Purkinje*.

Cellules de Purkinje.

Ce sont des éléments globuleux, appliqués, au sein des travées, les uns contre les autres étroitement, Ceci donne à leur ensemble l'aspect d'un parenchyme végétal. Chacun d'eux a sensiblement les dimensions des diverses vésicules adipeuses de la bande de pannicule adipeux satellite à droite et à gauche des travées. Par le travers de celles-ci, on en compte de un à dix et même davantage. Ceci variablement : des branches trabéculaires grêles se détachant çà et là et sans règle des travées épaisses, souvent pour se renfler sur leur parcours. Il en résulte un aspect très irrégulier du réseau tout entier. Au sein des travées des divers ordres, les cellules sont également de

dimensions diverses. Les unes sont polyédriques par contact réciproque, et sous un faible grossissement leurs interlignes sont formés de traits étroits. Les autres sont allongées sensiblement suivant l'axe de la travée. Très nettement, toutes les cellules occupant la marge d'une travée dessinent un renflement sur son bord, de façon que celui-ci apparaît festonné : chaque feston saillant en dehors répondant au relief propre d'une cellule marginale. Dans les plus fines travées, formées de cellules placées bout à bout, ce relief individuel subsiste au niveau de chaque cellule composante. Mais il devient de moins en moins accusé au fur et à mesure que ces travées fines, qui sont celles-là mêmes qui se continuent avec les fibres cardiaques comme l'a montré v. Hessling, fournissent des caractères intermédiaires davantage marqués entre les fibres de Purkinje et les fibres myocardiques.

Ordinairement, dans les préparations bien tendues à la surface de la lame porte-objet, on rencontre des travées qui se sont rompues net sur leur trajet et qui, en se redressant sur leur point de fracture, montrent de front leur coupe optique (*fig.* 25). Celle-ci est ovalaire, allongée, régulièrement limitée sur son pourtour par une courbe elliptique ; et elle est parcourue par des traits de refend répondant à des interlignes de cellules. Les travées de Purkinje sont donc des cordons solides formés de cellules jointives entre elles suivant l'épaisseur du cordon, et non pas de simples rubans de cellules disposées les unes à côté des autres sur une seule rangée, comme on pourrait le croire si elles étaient observées à plat (J. Renaut, 1893). On arrive à la même conviction en pratiquant des coupes minces transversales après inclusion dans la paraffine, puis traitement des préparations avec l'une quelconque des méthodes de coloration ordinaires.

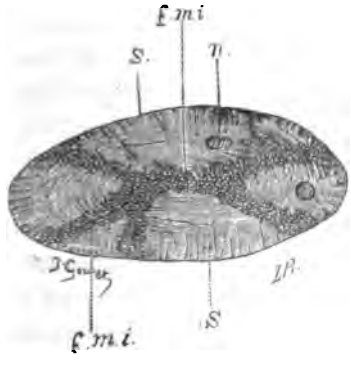


fig. 25. — Coupe optique d'une travée du réseau de Purkinje du cœur du Mouton rompue et montrant sa rupture de face. (Procédé de la teinture d'argent). — D'après J. Renaut (1893).

n n, noyau de deux des cellules de Purkinje ; sur les trois autres, le plan de rupture a passé en dehors des noyaux ; — *S, S*, surface de la travée ; *f.m.i, f.m.i*, feuillets musculaires intérieurs à la travée et dont les faisceaux primitifs ou fibrillaires, rompus en travers, se montrent comme une série de petits cercles ou de grains.

Immédiatement, on peut distinguer principalement sur les préparations obtenues par la méthode de la « teinture d'argent » dont nous

parlerons plus loin, voire même avec n'importe quelle autre méthode, que les interlignes des cellules sont, à *l'intérieur de la travée*, occupés par un dispositif de substance contractile striée tout particulier. C'est ce dispositif qui, reconnaissable au premier coup d'œil, subdivise la travée entière en une série de cellules dont il occupe les intervalles en s'y dessinant sous forme de traits sombres, longitudinaux et transversaux. La substance contractile apparaît là avec ses caractères typiques, mais seulement sous forme de faisceaux fibrillaires très fins qui, passant entre les globes cellulaires, se divisent et se subdivisent entre ceux-ci en des pénicilles compliqués. De la sorte, la travée paraît un cordon solide formé de cellules rangées en ordre épithélial comme dans le bourgeon plein d'une glande cutanée en voie de développement : la substance contractile occupant ici la place des lignes de ciment intercellulaires.

Ranvier a démontré (1880, p. 301-302), que le dispositif contractile appartient aux globes cellulaires des travées et n'en est pas indépendant comme le croyait Max Lehnert. Il dit exactement ceci : « Il est extrêmement facile de démontrer que chaque cellule de Purkinje constitue un tout dont les éléments, noyaux et protoplasma d'une part, substance striée de l'autre, sont absolument solidaires. Je détache un lambeau de l'endocarde contenant des fibres de Purkinje ; je l'étends (sans le mouiller) sur une lame de verre ; j'ajoute une goutte de solution de potasse à 40 p. 100. Au bout de quelques minutes, toutes les traînées de Purkinje se résolvent en une série de grains. L'action de la potasse a dissous le ciment qui unissait les cellules musculaires entre elles ; ces dernières, mises en liberté, se composent d'un ou deux noyaux, d'une zone protoplasmique et d'une écorce formée de substance contractile striée. » La démonstration est ici péremptoire, quelle que soit d'ailleurs l'interprétation qu'on donne à ce que Ranvier appelle un « ciment » et celle qu'on donne à l'action histochimique de la potasse. Si, comme le prétend v. Ebner, les cellules se gonflent individuellement alors de façon à se séparer les unes des autres par délamellation simple, due à l'étirement de la substance contractile qui les sépare, on voit, en effet, lorsqu'elles se sont isolées, que cette substance contractile fait corps avec elles à la façon d'une écorce circonscrivant chacune d'elles comme d'un filet fibrillaire strié.

Morphologiquement donc, les cellules de Purkinje sont des *sacs musculaires*, interceptant suivant leurs interlignes des bandes de substance contractile striée en long et en travers ou *feuillets musculaires*.

Dans l'interligne de deux cellules de Purkinje adjacentes entre elles, une moitié du feuillet musculaire occupant cet interligne répond à la cellule de droite, une autre moitié à la cellule de gauche (J. Renaut, 1893, p. 688). Étudions maintenant dans chaque cellule le globe cellulaire, formé par le protoplasma central et les noyaux ; puis l'écorce contractile ainsi que les feuillets musculaires qu'elle concourt à former.

Les cellules de Purkinje sont des *sacs musculaires*.

Globe ou corps cellulaire. — Il est formé par l'union du protoplasma et des noyaux. Il constitue une masse sphérique, ou elliptique, d'une substance molle, réfringente et parfaitement élastique, au sein de laquelle existent fréquemment des granulations pigmentaires brunes ou d'un jaune ambré. Le bleu de méthyle acide colore ce cytoplasme en bleu pâle, à la façon de la substance collagène du tissu conjonctif d'une part, et de la mucine de l'autre (Renaut et Mollard). Mais il ne s'agit ici ni de collagène, ni de mucine ; les autres réactions typiques manquent.

Corps cellulaire.

Sur les préparations fixées par le liquide de Müller, colorées par le carmin aluné, puis montées par les procédés ordinaires dans la résine dammar ou dans le baume du Canada, la zone centrale du globe cellulaire qui renferme les noyaux apparaît comme un espace clair, nettement limité à sa périphérie par une zone excentrique où les granulations forment une nappe serrée. En réalité, l'espace clair répond à celui qui était occupé par les noyaux auparavant que les réactifs fixateurs les eussent rétractés.

Noyaux. — Chaque cellule de Purkinje possède un ou deux noyaux, ce qui est la règle. Exceptionnellement on en rencontre renfermant trois, quatre, cinq et même six noyaux. Mais en ce dernier cas, ceux-ci sont souvent inégaux. — Quand le noyau est unique, il est central, ovalaire ou arrondi, muni d'un ou deux nucléoles. Quand il y a deux noyaux, ils sont le plus ordinairement rapprochés l'un de l'autre par leurs plats comme les deux moitiés d'une pêche qu'on vient de diviser (J. Renaut, 1893). Le dispositif chromatique de ces noyaux, qui sont nettement vésiculeux, est variable. Outre leurs nucléoles, que l'hématoxyline ferrique colore en noir foncé et qui semblent bien répondre à des « nucléoles nucléiniens ou pseudo-nucléoles » — car la fuchsine acide et l'orange G ne les teignent pas électivement, — on observe un grand nombre de grains chromatiques de grosseurs variables qui se colorent comme eux. Parfois seulement, ces granulations sont rem-

Noyaux des cellules de Purkinje.

placées par un réseau irrégulier de filaments de chromatine renflés sur les points nodaux. MARCEAU (1902) n'a jamais trouvé de noyaux de Purkinje en voie de mitose, mais bien des figures que provisoirement on ne peut rapporter qu'à des divisions directes. Ainsi, les cellules de Purkinje deviendraient multinucléées et pourvues de noyaux souvent inégaux. C'est à ce mouvement que le même auteur rapporte les cellules configurées en bissac ou en 8 de chiffre observées chez l'adulte et renfermant un noyau dans chacune des deux boucles ; alors que dans la région rétrécie il voyait de fines fibrilles contractiles en voie de développement destinées, semble-t-il, à compléter l'écorce contractile de chacune des deux cellules-filles ainsi formées. Ainsi donc, chez l'adulte, c'est-à-dire en plein cours de fonctionnement continu, les cellules de Purkinje demeureraient aptes à se multiplier par voie d'amitose. C'est également à l'amitose seule qu'on peut rapporter la multiplication des éléments nucléaires des fibres myocardiques fonctionnant à l'état adulte.

Ecorce contractile. Les feuillets musculaires.

ÉCORCE CONTRACTILE : FEUILLET LONGITUDINAL CONTINU ET FEUILLETS PLEXIFORMES. — Le globe central de protoplasma n'occupe, sur une coupeoptique de chaque cellule, qu'une portion du diamètre de celle-ci. Il est entouré par une écorce différenciée *d'épaisseur inégale* sur le pourtour de la cellule, et qui répond seule à la substance contractile de celle-ci. Nous allons reprendre, en la complétant, la description (J. RENAUT, 1893) qui en avait été faite pour la première fois il y a quelques années, et qui a conduit à la distinction de ce qu'on appelle aujourd'hui les *feuillets musculaires* des travées de Purkinje *(fig. 26)*.

Feuillet cortical continu.

A. Feuillet cortical longitudinal continu. — Chaque cellule de Purkinje est circonscrite sur tout son pourtour par une écorce contractile qui l'enveloppe comme d'une coque. Cette coque est plus épaisse sur les interlignes cellulaires compris dans l'épaisseur de la travée, que dans la partie qui, dans une travée revenue sur elle-même ou non exactement tendue, est superficielle et dessine un feston en relief à la surface. Dans cette région superficielle et périphérique, l'écorce est mince, comme pelliculaire et granuleuse. Sur une travée bien tendue examinée dans l'eau salée isotonique, on n'y voit point de fibrillation longitudinale, mais bien un strié ganuleux d'une délicatesse infinie, exactement transversal par rapport au grand axe de l'ellipsoïde cellulaire et à l'axe longitudial de la travée, — c'est-à-dire au sens de marche de celle-ci. Mais en abaissant l'objectif, au fur et à mesure que les coupes

optiques se succèdent : montrant ainsi successivement la zone superficielle du protoplasma central, puis les noyaux entourés de granulations pigmentaires, et derechef la zone profonde du protoplasma ; on voit insensiblement se dessiner la fibrillation régulière de la zone profonde de la coque contractile. Il s'agit de fibrilles ou de faisceaux fibrillaires d'une grande délicatesse, disposés parallèlement dans le sens de l'axe de la travée, avec la succession régulière de disques épais, séparés par des bandes claires traversées en leur milieu par le disque mince.

Coque sarcoplasmique des cellules de Purkinje ;

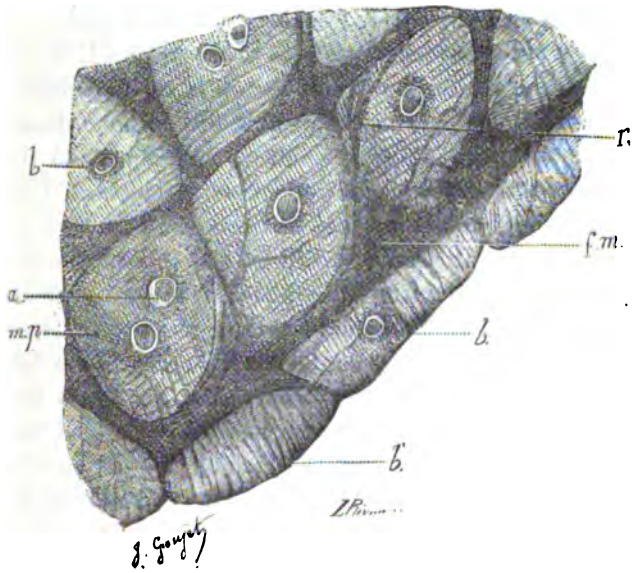


fig. 26.— Portion d'une travée de Purkinje du cœur du Mouton, préparée par le procédé de la teinture d'argent. (D'après J. Renaut, 1893.)

a, noyau ; — *mp*, masse protoplasmique granuleuse disposée autour du noyau ; — *fm*, feuillet musculaire superficiel plexiforme ; — *b*, feuillet musculaire cortical et longitudinal continu.
b' b', sur le bord de la travée, montrent au contraire le feuillet superficiel plexiforme enveloppant chaque cellule par sa surface et la contournant pour passer en arrière et y rejoindre une autre bande, postérieure, du feuillet plexiforme.

Toutes les lignes de cette striation transversale, qui se présente sous la forme d'un feuillet courbe embrassant la partie profonde et jointive à ses similaires de chaque cellule, sont exactement concordantes. Elles se continuent dans la pellicule superficielle ou marginale en mourant. Il est difficile de décider si, dans cette pellicule, le strié transversal délicat qui la parcourt, prolonge les disques épais ou ce qui semble probable, les disques minces. Mais, en tout cas, l'enveloppement est

sa striation transversale.

entier, nettement strié dans la calotte corticale profonde, indistinctement strié dans la calotte corticale superficielle.

Continuité des fibrilles profondes de cellule à cellule.

Dans le sens longitudinal, il en est autrement. De feuillet courbe cortical profond à feuillet courbe cortical profond suivant dans les cellules consécutives, la fibrillation se poursuit, indiscontinue, de cellule en cellule et d'écorce en écorce tout le long de la travée. Le feuillet cortical intérieur ou profond est donc longitudinal et continu quant au sens de la poursuite de ses fibrilles. Ainsi, jusqu'à ce que la travée prenne fin par sa fusion avec une cellule myocardique : ce qu'on peut observer très aisément dans toutes les préparations un peu étendues d'endocarde détaché avec son rets de Purkinje, et tendu à plat.

Feuillet longitudinal continu profond.

Quand, trop fortement tendue dans le sérum artificiel, la travée se rompt par son travers, on peut d'emblée voir le jeu du feuillet cortical longitudinal continu. Au niveau et jusqu'à une certaine distance des points de rupture, les cellules reviennent énergiquement sur elles-mêmes. Elles se raccourcissent et deviennent globuleuses. Leurs festons marginaux individuels font une forte saillie à la surface et sur les deux bords opposites. L'écorce superficielle se plisse alors et montre une série de stries transversales irrégulières. L'écorce profonde, plus activement contractile, se raccourcit brusquement dans chaque cellule. C'est alors qu'elle se brise sur les interlignes et que les cellules de Purkinje se séparent dans le sens transversal. En même temps, la marge de ces mêmes cellules, revenues sur elles-mêmes et tendant à reprendre la forme sphérique, apparaît comme liée par une série de fils fibrillaires superficiels qui l'étranglent de distance en distance. Ces fils répondent aux embrassements de chaque cellule par la pénicillation irrégulière des feuillets plexiformes à leur entour.

Feuillets superficiels plexiformes.

B. *Feuillets plexiformes.* — Ceux-ci occupent les interlignes, tant longitudinaux que transversaux, des cellules de Purkinje. Ils doublent donc le feuillet cortical continu et longitudinal de chacune d'elles. Mais ils en diffèrent de double façon : — *a*) ils sont formés d'une substance contractile beaucoup plus développée, souvent déjà disposée sous forme de cylindres primitifs très nets, et même parfois davantage accusés que dans les fibres myocardiques voisines ; — *b*) ils ont une disposition plexiforme. Leurs éléments constitutifs — seuls décrits jusqu'à la découverte des feuillets corticaux, — ont, il est vrai, une direction longitudinale prépondérante entre les cellules de Purkinje dans l'épaisseur de chaque travée ; mais ils passent entre chaque cellule aussi d'un interligne longitudinal à un transversal, *en y prenant une*

position superficielle. Ils se subdivisent en outre en faisceaux fibrillaires enveloppants étalés à la surface des cellules de Purkinje et les enserrant chacune d'un rets de mailles contractiles. C'est là ce qui donne à ces dernières, quand elles se sont soit entièrement, soit même à demi détachées les unes des autres, l'apparence exacte d'un ballon trop serré par les mailles d'un filet. D'ailleurs, les fils entrant dans la constitution de ce filet fibrillaire et contractile ont un parcours irrégulier ; et autour d'un même globe cellulaire ils peuvent venir de feuillets occupant des interlignes divers. Bref, les faisceaux fibrillaires sont des rubans divisés de plus en plus en fibrilles comme les cylindres de Leydig d'un muscle dissocié après fixation dans l'acide picrique et séjour à l'étuve à 65°. Ils se brochent et se rebrochent autour des cellules dans leurs interlignes transversaux et longitudinaux. Ils ne font pas, comme le feuillet longitudinal et cortical continu, immédiatement corps avec elles ; bien que, lorsque les cellules se séparent en se gonflant et en se contractant tout à la fois, elles délamellent les feuillets plexiformes sur leurs interlignes et les emportent pour partie avec elles.

Double action musculaire du dispositif contractile.

Il résulte de ce dispositif contractile que les cellules des fibres de Purkinje possèdent une double action musculaire. Quand entrent en jeu les feuillets superficiels, plexiformes, occupant les interlignes des cellules et enveloppant chacune d'elles comme d'un filet, toutes les cellules tendent à revenir sur elles-mêmes concentriquement. La travée devient ainsi rigide et en état de tension dans les limites où cette contraction des feuillets plexiformes s'est opérée. Elle apparaît également très peu festonnée sur ses bords. Si maintenant la contraction se poursuit, le système longitudinal du feuillet cortical continu entre en jeu à son tour. La tension de la travée fournit à sa contraction propre un appui solide ; et le raccourcissement du système formé par l'ensemble des cellules de Purkinje peut s'opérer suivant l'axe même de chaque travée. En fait, les deux phénomènes sont simultanés ; et il résulte de leur concours une tension du réseau de Purkinje tout entier et un raccourcissement de toutes les travées dont l'ensemble intercepte ses mailles (J. Renaut, 1893, p. 691).

Tension de tout le réseau et de l'endocarde.

Les feuillets musculaires superficiels, bien que plexiformes par certaines de leurs parties, concourent du reste aussi, et même puissamment, au raccourcissement des travées dans le sens de leur axe. Car ceux qui occupent les interlignes longitudinaux sont plus puissants que ceux engagés dans les interlignes transversaux. Et dans la direction longitudinale, les faisceaux fibrillaires s'y rassemblent soit en

rubans individualisés courbes ou sinueux, soit même en véritables cylindres de Leydig comparables à ceux des fibres myocardiques. C'est ce dont on peut se convaincre aisément non seulement par l'examen des travées observées à plat traitées par la méthode de la « teinture d'argent » (1), mais encore et surtout par l'observation de leurs sections transversales.

Ce sont celles qui résultent de la rupture nette de la travée par suite du retrait de celle-ci, suivi d'un relèvement qui ramène leur section transversale dans un plan horizontal, qui sont les plus instructives : car là il n'y a pas à tenir compte du bouleversement de la substance contractile par le passage du rasoir à travers un élément délicat et de constitution complexe. Sur de pareilles coupes, il est aisé de déterminer la distribution des feuillets plexiformes à l'intérieur de la travée, car leurs éléments fibrillaires sont teints par l'argent en bistre foncé, tandis que ceux des feuillets corticaux restent relativement incolores. On reconnaît que sur toute la portion de la cellule de Purkinje répondant à la périphérie de la travée, les éléments fibrillaires du feuillet plexiforme sont peu nombreux, grêles et dirigés en divers sens. Ils sont entrecroisés variablement dans les interlignes transversaux quand la fibre s'est brisée, ce qui est fréquent, sur le trajet de l'un d'eux ou de plusieurs, situés, comme il arrive souvent, à un même niveau. Dans les interlignes tout à fait intérieurs à la travée, qui répondent aux longitudinaux, les faisceaux fibrillaires sont tous marqués par un point noir réfringent ; il sont donc, là, tous longitudinaux. En outre, comme la coupe optique se continue avec une travée de Purkinje qui, au delà, s'étale à plat, on peut voir que les grains des interlignes intérieurs, répondant chacun à une section transversale d'un faisceau fibrillaire ou

(1) *Préparation des fibres de Purkinje à l'aide de la teinture d'argent.* — On fait d'abord une imprégnation légère de l'endocarde avec une solution de nitrate d'argent dans l'eau distillée à 1 p. 100. On lave soigneusement et à diverses reprises à l'eau distillée ; puis on abandonne les fragments de cœur imprégnés dans un cristallisoir rempli d'eau distillée qu'on renouvelle deux ou trois fois dans la première heure qui suit l'imprégnation. On recouvre ensuite le cristallisoir d'une cloche, et l'on abandonne le tout pendant un ou deux jours à la lumière diffuse. Au bout de ce temps, on enlève l'endothélium endocardique à l'aide du pinceau : puis l'on porte les fragments dans l'alcool fort.

Ces fragments sont devenus d'un brun bistré au-dessous des points imprégnés d'argent. Au bout de vingt-quatre heures, ils sont suffisamment durcis pour qu'on puisse détacher l'endocarde, entre quatre incisions, avec une faible couche du myocarde qui le double. On dispose les lambeaux ainsi obtenus, *l'endocarde en bas*, dans une soucoupe remplie d'alcool. Puis on enlève, fibre à fibre, avec des pinces fines, le tissu musculaire cardiaque. Quand l'endocarde est de la sorte dégagé avec le réseau de Purkinje qui le double, on le tend sur une lame de verre ; on l'arrose d'alcool absolu, puis on le monte dans le baume ou la résine dammar par les procédés ordinaires. On obtient de la sorte des préparations admirables de la substance contractile, dont les fibrilles sont teintes individuellement ou par petits fascicules (faisceaux fibrillaires) par le nitrate d'argent. Elles apparaissent en bistre foncé avec tous les détails de la striation transversale.

d'un cylindre de Leydig, se continuent tous avec les faisceaux fibrillaires ou les cylindres de Leydig de la partie du feuillet plexiforme engagée dans les interlignes intérieurs et longitudinaux de la travée. Et l'on en voit se détacher latéralement, à la façon des barbes d'une plume, les faisceaux fibrillaires et les cylindres de Leydig qui concourent à former les feuillets superficiels des interlignes transversaux.

Marche des feuillets dans les travées grêles.

Quand les fibres de Purkinje deviennent minces et ne comptent plus par leur travers que deux cellules, le feuillet de l'interligne longitudinal qui sépare celles-ci apparaît de plus en plus formé de cylindres de Leydig longitudinaux. A droite et à gauche de ce feuillet, un certain nombre de cylindres de Leydig et de faisceaux fibrillaires prennent en écharpe le plein de chaque cellule musculaire à la façon d'une série de lacs, en passant à la surface de la portion mince et marginale de son écorce. Ils contournent le bord libre de la cellule qui saillit comme un ventre sur la marge de la travée; et ils y impriment des encoches comme le feraient des cordes enserrant un ballon gonflé. En même temps, la fibrillation profonde, (intérieure à la travée) de l'écorce contractile de chaque cellule, devient de plus en plus accusée, nette et puissante. Quand on disloque ces cellules, elles se détachent sur leurs interlignes transversaux en emportant avec elles, au delà de l'interligne en partie occupé par des faisceaux fibrillaires transversaux, un court pinceau de substance contractile. Ce faisceau à la prolongation de la fibrillation longitudinale propre dans l'épaisseur de l'écorce contractile de la cellule suivante (J. Renaut, 1893, p. 693).

Transition des fibres de Purkinje aux fibres cardiaques.

Lorsque la fibre de Purkinje arrive à n'être plus formée que de cellules placées bout à bout, ce qui arrive au voisinage de leur passage dans les fibres myocardiques, l'importance de leur feuillet cortical longitudinal s'accroît de plus en plus et la fibrillation régulière finit par régner sur tout le pourtour de chaque cellule, qui s'allonge du même pas. Le prolongement du feuillet plexiforme se réduit alors à un ruban qui court superficiellement sur l'une des faces de la travée, en détachant des faisceaux fibrillaires de moins en moins puissants sur les interlignes transversaux. Puis on voit disparaître ces faisceaux transversaux. La cellule de Purkinje s'allonge encore davantage ; son globe protoplasmique central prend la forme d'un fuseau renfermant un ou deux noyaux, comme l'a indiqué v. Hessling. Elle présente alors tous les caractères d'un segment de fibre myocardique. Très souvent, un peu plus loin, reparaissent des cellules de Purkinje types. Puis derechef le caractère de fibre myocardique se reproduit, pour, à un certain moment, se poursuivre au sein du myocarde sans aucune

réversion vers le type de Purkinje. Ces faits sont bien connus (Ranvier, 1880 ; J. Renaut, 1893). Récemment, l'emploi des nouvelles méthodes a permis d'y ajouter un certain nombre de détails intéressants.

Marceau (1901, 1902), en étudiant les fibres de Purkinje du cœur du Mouton colorées par l'hématoxyline ferrique, a constaté, comme l'un de nous l'avait fait déjà en 1893, le passage ininterrompu des éléments longitudinaux de la substance contractile sur la série des grains de Purkinje d'une même travée. Ce passage s'effectue sans incident de structure. Marceau a en effet constaté, sur certaines parties des feuillets bien développés et dont les éléments fibrillaires sont déjà l'objet de fasciculations individuelles, l'existence de « bandes striées de Hoche » ordinairement peu étendues, et soit transversales, soit scalariformes par le travers du fascicule entier. Mais elles sont rares, placées très irrégulièrement ; et leur position n'a aucun rapport avec les limites des cellules de Purkinje. Marceau ne les a jamais vues groupées en de longues lignes brisées analogues aux traits scalariformes des fibres cardiaques : traits qui, d'après Hoyer (1901) marqueraient les limites de ces cellules. Ce que l'on considère habituellement dans les cellules de Purkinje comme répondant aux limites de celles-ci, ce seraient donc uniquement, d'après Marceau, les éléments longitudinaux et transversaux du feuillet musculaire superficiel plexiforme, qui apparaissent comme des lignes sombres entre les grains globuleux au centre desquels prennent place les noyaux. Ici encore, la question des traits d'Eberth et de la séparation ou non des cellules, par des traits de ciment ou tout autre dispositif limitant des corps cellulaires, se pose derechef. Car on n'a pas le droit d'oublier que la méthode de l'argent, appliquée par Ranvier (1880) à l'étude des travées de Purkinje, lui a montré les éléments globuleux de ces travées séparés les uns des autres et reliés les uns aux autres par de minces traits que l'argent réduit marque en noir ; en même temps que la potasse à 40 p. 100, met en liberté les grains de Purkinje, sous forme chacun d'un segment, cellulaire évidemment, puisqu'il renferme un ou plusieurs noyaux.

Bandes striées des faisceaux contractiles.

Étude nouvelle des travées de Purkinje par la méthode de l'argent.

Nous avons donc tout récemment repris l'étude des travées de Purkinje par la méthode de l'argent. Dans le ventricule gauche d'un Mouton qui vient d'être sacrifié, il est facile de faire une imprégnation de l'endocarde telle qu'elle mette en évidence, en les réservant en blanc, les cellules conjonctives sur les deux faces opposites d'une même travée. On devient de la sorte certain que le réactif a touché au

passage les éléments contractiles de la travée; puisqu'il les a traversés de part en part pour gagner la face profonde de la gaine, qu'il a imprégnée nettement. Dans ces conditions, on voit en effet, sous un faible grossissement, les grains de Purkinje séparés les uns des autres par des traits sombres, comme le serait un cordon épithélial plein, imprégné d'argent seulement à la surface. Ceci répond exactement à ce qu'avaient vu Ranvier (1880) et nous-mêmes (J. Renaut, 1893).

Mais, si l'on examine ce système de traits avec un bon système apochromatique et sous l'éclairage d'Abbe, on reconnaît d'emblée qu'il ne s'agit pas là de traits de ciment, du moins sur la plupart des interlignes. Les traits noirs répondent soit à des fibrilles sur lesquelles l'argent s'est réduit, soit et surtout à des *écarts* demeurés linéaires entre des grains de Purkinje qui, en se gonflant, ont commencé à se séparer. La réduction de l'argent s'est alors faite sur la fente de la délamellation. Quelquefois aussi le trait, très mince, souvent formé de deux ou trois délicates stries parallèles entre elles et toujours ponctuées, répond à la réduction de l'argent sur l'une des lignes transversales de l'écorce contractile : c'est-à-dire des lignes transversales concordantes de la striation du feuillet cortical continu, mis à jour par la délamellation qui s'est opérée dans le trait transversal du feuillet réticiforme entre deux grains de Purkinje successifs. Enfin, et c'est là ce qui juge la question, jamais les traits d'argent ne se poursuivent, entre les cellules, à l'intérieur de la travée. On voit toujours passer *sous eux* la fibrillation délicate, unitive longitudinalement des grains successifs entre eux.

La question est de la sorte jugée, en défaveur de la subdivision des éléments cellulaires et contractiles de la travée, en des cellules musculaires distinctes, soudées entre elles dans un ordre épithélial par des traits de ciment.

Quoi qu'il en soit, ici comme dans les fibres myocardiques, les éléments fibrillaires de la substance contractile doivent être considérés comme continus, c'est-à-dire ininterrompus par leur travers depuis leur origine jusqu'à leur passage dans les fibres myocardiques. La continuité des éléments fibrillaires n'a d'ailleurs rien à voir avec la question de savoir si les grains de Purkinje représentent ou non des corps cellulaires distincts. Pour comprendre qu'il en soit ainsi, il suffit de se reporter aux cloisonnements transversaux de la substance contractile au niveau des lignes de disques minces. En parlant du tissu conjonctif des fibres cardiaques, nous étendrons encore cette donnée et nous espérons la faire encore encore mieux saisir.

Distribution des éléments de la substance contractile d'après MARCEAU.

MARCEAU a suivi la distribution des feuillets ou rubans de substance contractile tout du long du feuillet général plexiforme qui est le seul, d'ailleurs, complètement différencié dans les travées de Purkinje. Il a reconnu que, soit par inflexion de rubans entiers, soit par leur subdivision en bandelettes contractiles plus étroites, ce feuillet fournit les éléments musculaires transversaux qui semblent séparer, mais seulement superficiellement, les grains de Purkinje consécutifs. Il a vu, comme nous, que, pour former le filet de fibrilles qui embrasse la portion marginale des cellules de Purkinje, ces rubans, soit longitudinaux, soit transversaux, se subdivisent en groupes fibrillaires plus fins. Ceux-ci, en forme d'anses, ne décriraient jamais un tour complet à la surface de la cellule de Purkinje embrassée par eux. De plus, les traits musculaires transversaux lui ont fourni des images qu'il attribue à une attitude de repos; tandis que les longitudinaux offriraient celle répondant à une attitude active, ou de contraction.

Enfin, dans les couches périphériques du protoplasma de certaines cellules de Purkinje, MARCEAU a constaté que, parmi les fibrilles isolées et à direction générale parallèle au contour des cellules, il en existe qui sont tout à fait indépendantes de l'écorce striée, — et donc, viennent du feuillet plexiforme, — tandis que d'autres vont se perdre dans la masse, pour y disparaître en affectant souvent un caractère embryonnaire. Il admet par suite que de telles fibrilles prennent naissance dans l'écorce. C'est encore dire qu'elles seraient indépendantes du feuillet cortical longitudinal continu et constitueraient l'origine, ou du moins une des origines des éléments contractiles du feuillet intérieur, intercellulaire et plexiforme.

Le feuillet plexiforme est formé d'éléments contractiles adultes.

Il constate, d'ailleurs, que les éléments fibrillaires entièrement développés des travées de Purkinje, — lesquels sont précisément ceux du feuillet plexiforme, — ont exactement la même structure intime que ceux des fibres myocardiques ordinaires. Nous irons plus loin : il nous semble bien que la substance contractile du feuillet plexiforme des travées de Purkinje est, — du moins chez le Mouton, — arrivée à un développement sensiblement plus élevé que dans les fibres cardiaques ordinaires qu'on peut observer immédiatement sous l'endocarde. En revanche, MARCEAU admet, et avec raison, que, si les fibrilles intraprotoplasmiques (c'est-à-dire celles du feuillet cortical continu) sont parfois identiques à celles des feuillets intercellulaires (feuillet plexiforme), elles ont le plus souvent une constitution bien plus simple et ressemblant trait pour trait à celle des fibres cardiaques développées dans les interlignes des cellules de Purkinje des

jeunes embryons. Il distingue, à ce point de vue, trois catégories :

1° Des filaments très fins paraissant homogènes, après coloration par l'hématoxyline ferrique suivie ou non d'une deuxième coloration par l'éosine ou le rouge de Bordeaux ;

2° Des filaments également très fins, mais dans lesquels, avec la même coloration, on peut distinguer nettement un pointillé noir ;

3° Des filaments plus gros que les précédents, mais plus fins que les fibrilles ordinaires, formés de courts bâtonnets espacés régulièrement et représentant les disques épais, mais dans les intervalles desquels on ne distingue pas de disques minces.

Le feuillet cortical longitudinal continu est embryonnaire.

De fait, et par nos propres observations, nous conclurons que le dispositif contractile du feuillet cortical, auquel répondent les trois ordres de fibres distinguées par Marceau, répond effectivement à une formation embryonnaire de substance contractile. Cette formation est caractérisée, semble-t-il, de prime abord, par son homogénéité sur toute son étendue dans les limites où il embrasse la partie profonde (ou interstitielle) des grosses travées de Purkinje. Les lignes transversales de disques sombres y sont, en effet, d'un bout à l'autre, d'une concordance invariable ; les lignes interfibrillaires, au contraire, ne se voient pas. Elles ne s'accusent, d'ailleurs irrégulièrement, que quand la cellule de Purkinje, étant détachée des autres, revient sur elle-même. Alors, à la surface, le feuillet contractile se strie de plis transversaux grossiers, d'origine, semble-t-il du moins, toute mécanique. Dans la profondeur, la striation transversale, si régulière dans la fibre tendue, devient onduleuse et l'on distingue des lignes longitudinales sinueuses répondant à la séparation, — artificielle ou naturelle, — de groupes fibrillaires. Cette question de la structure fine de l'écorce contractile immédiatement concentrique au protoplasma central nous paraît motiver, d'ailleurs, d'ultérieures études.

§ 2. — Tissu conjonctif et vaisseaux. Gaine lamelliforme des fibres de Purkinje

v. Hessling (1853) décrivit le premier autour des travées de Purkinje, tant grosses que petites, une gaine plus ou moins développée, qu'il considéra avec raison comme formée de tissu conjonctif dans la constitution duquel les réseaux de fibres élastiques prennent une large part.

Gaine lamelliforme conjonctive.

Observée sur des coupes transversales des travées, cette gaine se montre formée par des lames de tissu conjonctif lâche, concentriques à la travée enveloppée; mais simplement entées les unes sur les autres, et non point soudées en lames continues comme celles de la gaine lamelleuse d'un nerf. Elle est donc simplement *lamelliforme*, c'est-à-dire formée de feuillets dont l'individualisation n'est pas complète. C'est dire encore qu'elle est fenêtrée, en ce sens que les faisceaux conjonctifs qui la composent, reliés seulement par la substance molle continue du tissu connectif, peuvent être aisément écartés les uns des autres. Pour aborder les cellules contractiles qu'elle renferme, les cellules migratrices trouvent donc sur leur voie de marche un chemin constamment facile.

Cellules conjonctives interlamellaires.

Les cellules fixes du tissu conjonctif occupent les espaces interlamellaires. Elles sont d'une minceur extrême, étalées en surface. Elles se montrent par suite sur les coupes avec l'apparence d'éléments endothéliaux. Mais il n'en est rien. Les imprégnations de nitrate d'argent montrent que ces cellules, étalées concentriquement à la surface de la travée et formant deux ou trois assises superposées, n'arrivent nulle part à réaliser une formation endothéliale continue. Elles possèdent des prolongements nombreux et très étendus, aussi minces que les expansions en ailes des cellules tendineuses. Ces prolongements les font communiquer les unes avec les autres dans un même espace interlamellaire, ou bien d'espace interlamellaire à espace interlamellaire. De la sorte, la travée de Purkinje est environnée d'un réseau protoplasmique qui l'enveloppe comme le feraient les mailles d'un filet, mais qui ne devient nulle part un endothélium continu. En présence du rouge neutre, aucune de ces cellules observées vivantes ne montre au sein de son protoplasma de grains colorés avec élection. Aucune donc n'appartient à la variété rhagiocrine des cellules du tissu conjonctif.

La gaine reste extérieure aux travées de Purkinje.

Aucun des éléments du tissu conjonctif de la gaine ne pénètre à l'intérieur des travées. Quand celles-ci se bifurquent ou vont donner naissance à une fibre grêle parallèle à leur parcours, elles tendent à se refendre et prennent alors sur un certain parcours l'apparence bien connue d'un canon de fusil double ou triple. Leur surface est alors parcourue par des cannelures longitudinales, dans chacune desquelles s'enfonce un feston rentrant de la gaine de tissu conjonctif. Les cannelures sont parcourues par des capillaires sanguins qui suivent les travées. Ces vaisseaux marchent au sein de chaque pli connectif engagé dans la cannelure correspondante, longitudinalement. Puis, de distance en distance, ils se recourbent en anse, prennent un trajet

rétrograde, et vont ensuite rejoindre un autre vaisseau capillaire, soit engagé dans une autre cannelure de la surface de la travée, soit superficiel et compris dans l'épaisseur de la gaine propre. Il en résulte un réseau vasculaire individuel, à mailles irrégulières et très lâches, qui entoure la fibre de Purkinje, sans jamais pénétrer dans son épaisseur. Au point de vue de la vascularisation, la travée constitue donc une unité musculaire comparable au faisceau primitif des muscles ordinaires et aussi aux fibres myocardiques, à l'intérieur desquels les vaisseaux sanguins ne pénètrent jamais. Tout ce dispositif enveloppant paraît entièrement dépourvu de vaisseaux lymphatiques. On n'y met en évidence, par la méthode de l'argent qui, en ce cas, est la seule qui demeure actuellement démonstrative, aucun trajet limité par l'endothélium caractéristique découpé en jeu de patience. (Renaut et Durand, 1879).

Marche des vaisseaux sanguins des travées.

Absence de lymphatiques.

La gaine des fibres de Purkinje est formée d'un tissu conjonctif riche en réseaux élastiques (v. Hessling, 1854 — Obermeier, 1867) qui lui assurent une grande solidité et une élasticité également parfaite. Marceau (1901-1902) a montré que ce dispositif élastique est constitué par une majorité de fibres élastiques délicates, interceptant à la périphérie de la gaine un réseau à mailles longitudinales allongées, plus épais et plus serré sur la face de sa travée répondant à l'endocarde que sur sa face répondant au myocarde. Sur la face myocardique, cette assise élastique est mince et formée de fibres s'entrelaçant irrégulièrement. La formation élastique de chaque gaine est reliée par de nombreux traits à la couche élastique profonde de l'endocarde. Ceci rend le réseau entier de Purkinje solidaire de cette membrane, et fait aussi que, lorsqu'on enlève l'endocarde, il entraîne presque toujours avec lui le réseau sous-jacent des fibres de Purkinje.

Réseaux élastiques de la gaine lamelliforme.

La portion épaisse de la gaine reliée à la couche élastique générale et profonde de l'endocarde, est lamelleuse comme la gaine elle-même. Elle se présente sous forme de deux ou trois lamelles concentriques, dont les espaces interlamellaires sont occupés par des cellules plates endothéliformes (Marceau). C'est dire que les lamelles les plus périphériques, surtout celles adjacentes à la partie profonde de l'endocarde qui est une assise élastique, sont également pourvues d'un dispositif élastique très développé.

Chaque gaine circumtrabéculaire se prolonge sans changer de caractères sur les petites fibres de Purkinje composées seulement de trois cellules formant un cordon solide ; puis, au delà, sur les fibres de Purkinje encore plus grêles et se succédant en série linéaire bout à bout.

Prolongements de la gaine lamelliforme sur les groupes de fibres myocardiques.

Enfin, elle passe sur les fibres myocardiques vraies qui, en règle, font suite à ces dernières. En effet, sur l'endocarde détaché avec le réseau de Purkinje qui le double et étalé à plat, nous n'avons jamais vu les fibres de Purkinje se terminer autrement. Marceau a émis l'hypothèse contraire, c'est-à-dire celle d'une terminaison libre des fibres de Purkinje dans les intervalles des fibres rameuses myocardiques. Mais ce sont là des images données par des coupes, qui même faites en série, n'offrent pas un caractère de certitude à ce point de vue absolu. Quoi qu'il en soit, on peut aisément voir que la gaine unique, qui enveloppait les grosses travées de Purkinje, se subdivise pour fasciculer leurs trabécules filles. Quand celles-ci se poursuivent sous forme de cellules cardiaques, la gaine se continue de façon à envelopper les fibres cardiaques par groupes. Elle constitue à la périphérie de chaque groupe, une formation qui, comme elle-même, offre des caractères intermédiaires au tissu conjonctif lâche et au tissu conjonctif modelé. Ces caractères sont précisément ceux du « système connectif fasciculant » du myocarde, dont nous parlerons plus loin.

§ 3. — Signification morphologique et signification fonctionnelle probable du réseau de Purkinje

Le réseau de Purkinje n'est pas une formation commune à tous les myocardes.

Le réseau de Purkinje est, selon toute évidence, une formation particulière, développée au sein du myocarde de quelques animaux seulement en regard d'une fonctionnalité également spéciale. S'il en était autrement, tous les myocardes auraient un réseau de Purkinje. Et si la fonctionnalité, soit morphologique, soit physiologique du réseau était purement épisodique, on trouverait ce réseau à un moment donné chez un grand nombre de Vertébrés, sinon dans tous. Or, ceci n'est pas. Il ne s'agit pas non plus d'une forme ancestrale commune, réviviscente seulement chez quelques-uns des termes de la série ; car aucun myocarde, en son entier, chez tel Vertébré si inférieur qu'il soit, ne réalise le type affecté par les éléments musculaires des travées de Purkinje (Marceau, 1903-*b*). Ce qu'on peut dire seulement, c'est que chaque « grain » des travées de Purkinje réalise presque schématiquement un *sac musculaire* tel qu'il a été décrit par Schneider. Ceci réalise une entité purement morphologique, et pas du tout phylogénique. D'autre part, on ne peut plus admettre, avec Aeby, qu'il s'agit de fibres ou plutôt de cellules musculaires cardiaques arrêtées à un stade de leur développement et ensuite achevées sur le type

embryonnaire : les fibres myocardiques ne réalisant à aucun moment le type des cellules de Purkinje.

Il s'agit donc d'un dispositif spécial, lié au développement ontogénique de certaines espèces prises en particulier au milieu des autres. C'est là évidemment un dispositif contractile et de plus répondant au type rétiforme, agissant concentriquement au retrait général du myocarde, puisqu'il forme un rets continu sur toute sa surface interne là où il existe. Comme il fait corps avec l'endocarde, et ceci dans les cas où celui-ci forme à la surface interne des cavités cardiaques une membrane distincte, nous avons pensé (J. Renaut, 1893, après Reichert, 1855) que sa fonction est probablement de réaliser, pendant la contraction du cœur, un certain degré de tension de l'endocarde afin d'adapter sa surface de revêtement, constamment, aux attitudes variables des parties subjacentes. Ce serait ainsi que l'endocarde, très aisément mobilisable à la surface interne du cœur chez des animaux tels que le Mouton et surtout le Cheval, embrasserait aussi étroitement en tous ses accidents de surface la musculature myocardique tant pendant la systole que pendant la diastole, et qu'au cours de la première il ne ferait aucun pli individuel sur la surface interne des cavités du cœur.

Appareil de perfectionnement lié au développement ontogénique.

Appareil tenseur de l'endocarde.

A l'appui de cette hypothèse, Marceau invoque avec raison ce fait que là où l'endocarde est le plus épais, — comme chez le Cheval, — et également là où il est doublé d'une assise élastique plus puissante le séparant du myocarde subjacent, là aussi le réseau de Purkinje prend le plus de développement. Chez le Cheval, ce système rétiforme de Purkinje, présumé tenseur, a même ses tendons actifs propres : les cordages interpariétaux. A peu près tous renferment en leur axe un prolongement des travées de Purkinje. Cette disposition n'est pas celle d'organes musculaires purement représentatifs, tels que les fuseaux neuro-musculaires des muscles striés ordinaires. Il serait d'ailleurs difficile d'assimiler les travées de Purkinje à telle variété qu'on voudra de ces fuseaux, encore qu'on n'en ait rencontré aucune dans le myocarde : ce qui pourrait faire supposer que le dispositif de Purkinje en tient lieu. Car, d'une part, les nombreuses terminaisons nerveuses dont le rets de Purkinje est le siège ne présentent aucune analogie avec les terminaisons sensitives des nerfs des muscles striés. D'autre part, le réseau de Purkinje n'existant que chez certaines espèces animales, il ne peut être question de présumer en lui un appareil de sensibilité neuro-musculaire qui n'aurait aucune généralité.

Aucune analogie morphologique avec les fuseaux neuro-musculaires

CHAPITRE IV

ÉVOLUTION DE LA FIBRE RAMEUSE MYOCARDIQUE ET DU RÉSEAU DE PURKINJE

En tant qu'éléments musculaires, ceux du myocarde présentent à considérer : — *a*) leur développement histogénétique ; — *b*) leur manière de poursuivre leur croissance propre, et de satisfaire à leur hyperplasie quand les conditions commandant cette dernière viennent à intervenir ; — *c*) leur involution lorsqu'ils sont frappés de déchéance ou qu'ils vieillissent. Nous traiterons sans autres considérations générales et sommairement ces différents points de leur histoire histologique.

§ 1er. – Histogénèse des fibres myocardiques

Les deux conceptions théoriques quant à l'origine de la musculature cardiaque.

L'histogénèse des fibres myocardiques et du réseau de Purkinje qui est un annexe contractile de la musculature cardiaque, a donné jusqu'ici lieu à des travaux relativement peu nombreux, mais en revanche peu concordants. Ces travaux, qui jusqu'à ceux tout récents de Marceau (1903-*b*) ont eu presque exclusivement pour objet le développement des éléments myocardiques des Oiseaux et des Mammifères, ont été inspirés le plus souvent par les idées théoriques régnantes qui s'imposaient à l'esprit de l'auteur de chacun d'eux. D'où, dans l'histoire histogénétique des fibres cardiaques, deux courants principaux : l'un conduisant les investigateurs à rechercher, dans les formes embryonnaires, puis fœtales, des cellules *primitivement distinctes* et secondairement unies entre elles pour former un rets ; l'autre les inclinant à voir dans l'ébauche du tissu musculaire cardiaque une formation dès le début continue, comme un *syncytium* dépourvu de limitations cellulaires et demeurant tel jusqu'au bout.

Conception syncytiale.

A l'origine de la conception que nous appellerons « syncytiale », il convient de placer les recherches de LEBERT (1849). LEBERT, qui travaillait à une époque où l'histologie, encore moins l'histogénèse, n'avaient encore acquis ni méthodes déterminées, ni terminologie même définie, exposa dans un langage qui nous paraît naturellement obscur, des faits par eux-mêmes très intéressants. Il étudia le myocarde embryonnaire chez le Poulet, la Chauve-Souris, le têtard de Grenouille et la Perche, donc dans les quatre classes d'animaux Vertébrés. Il résume ainsi ses recherches :

Observations de LEBERT (1849).

« Vers la trentième heure de l'incubation, les contractions sont bien manifestes et très régulières dans le cœur de l'embryon du Poulet. Cependant la structure du cœur n'offre d'autres éléments que des *globules organoplastiques* (1) entourés d'une substance interglobulaire granuleuse. Telle est la structure primordiale du cœur dès le commencement du développement embryonal de tous les animaux Vertébrés, et même sa structure permanente dans plusieurs animaux inférieurs tels que les Ascidies composées, par exemple... Du troisième au quatrième jour de l'incubation, la structure du cœur prend un aspect plus diffus et les enveloppes cellulaires des globules organoplastiques disparaissent en partie. A cette époque aussi, on voit une couche superficielle d'éléments fusiformes se différencier pour constituer le péricarde. — C'est du quatrième au cinquième jour que l'on voit pour la première fois, au milieu de la masse globuleuse du cœur, des corps allongés, cylindroïdes, groupés bientôt par réseaux, entourés de toutes parts d'éléments globuleux. Ces corps constituent les premiers rudiments des cylindres [fibres] musculaires... Ce sont toujours ces corps particuliers, que nous appelons *corps* ou *cellules myogéniques*, qui précèdent le développement de la véritable fibre musculaire, qui n'en constitue qu'un degré plus complet d'évolution. Nous n'avons point pu observer la formation de ces corps au moyen d'un alignement régulier de globules plastiques ; il nous semble qu'ils se forment d'emblée de toutes pièces ; les globules de leur intérieur n'y sont qu'accidentellement inclus, car ils manquent presque complètement dans l'embryon des Mammifères... Peut-on appeler ces corps des cellules ? Nous n'y voyons point d'objection, car l'absence de noyaux et de nucléoles se retrouve aussi dans les globules du vitellus du Poulet. — Du septième

(1) Composés d'après LEBERT d'un noyau uni ou bi-nucléolé et d'une enveloppe (corps cellulaire). Ce sont là des cellules embryonnaires telles qu'on les trouve dans diverses régions du feuillet moyen, et n'ayant encore subi aucune différenciation histologique.

au huitième jour, les globules plastiques commencent à diminuer notablement pour disparaître complètement quelques jours plus tard. La substance musculaire prend de plus en plus sa forme régulière. Une striation longitudinale se voit, des cylindres. Leurs granules internes se groupent le long de ces stries qui correspondent aux fibres primitives des auteurs. Les raies transversales de la surface des fibres musculaires ne se voient que beaucoup plus tard; et ce n'est que tout à fait vers la fin de la vie embryonale qu'on les voit d'une manière constante et régulière le long des cylindres musculaires primitifs. »

Lebert est le précurseur des histologistes contemporains.

La description de Lebert, facile à traduire en langage moderne pour quiconque s'est familiarisé avec les questions d'histogénèse, est positivement remarquable. Elle énonce tout d'abord ce fait important que le complexe cellulaire qu'est alors le futur myocarde, est contractile dès le début et cela avant que soit distinct en son sein aucun dispositif fibrillaire. Eckhard (1867) retrouvera dix-huit ans seulement après et fixera définitivement ce fait dont la signification est capitale. Et il résulte de cette même description que les éléments embryonnaires du myocarde, primitivement distincts, se fusionnent de très bonne heure en une masse syncytiale, laquelle ne se scindera qu'ultérieurement, par des refends, en un rets continu de fibres musculaires embryonnaires où se développeront d'abord des fibrilles lisses, devenant ensuite transversalement striées. — On en doit conclure avec justice que Lebert a en somme vu tous les faits principaux sur lesquels les histogénistes les plus actuels fondent maintenant leur manière de voir.

Conception pluricellaire de Weismann (1861).

En regard et en opposition avec la conception de Lebert, vient se placer celle de Weismann (1861) que chacun connaît. Il conclut de ses recherches, faites chez les embryons d'Oiseaux et de Mammifères, que les fibres cardiaques se développent aux dépens de grandes cellules embryonnaires polyédriques distinctes, qui prennent plus tard la forme de fuseaux et finalement se fusionnent les unes avec les autres (1). Telle est l'origine de ce que nous appellerons la conception *pluricellulaire* du myocarde, qui fut adoptée aussitôt par Schwann, Valentin, Henle, Kœlliker, et qui régna dans la science jusqu'à nos jours pour ainsi dire sans conteste.

Kœlliker (1861) lui fournit l'appui de sa grande autorité. Il était,

(1) Weismann dit à ce sujet : « Die Zellen aber, aus welchen er (der Balken) beim Embryo zusammengesetz war, verschmelzen zu einer Anzahl von Bündeln, welche ganz wie die Balken im Grossen, so hier innerhalb der Balkens mannigfach untereinander anastomosiren und ein Netzwerk mit kürzeren oder längeren Maschen bilden ».

dit-il, parvenu à mettre en évidence, dès 1859, sur le myocarde du Lapin, au neuvième jour, les éléments de la musculature sous forme de cellules fusiformes, bifides à leurs extrémités ou mêmes rameuses. Et, dès le dixième jour, il voyait aux granulations rangées en séries régulières au sein du protoplasma de ces cellules, faire suite des fibrilles caractéristiques accusant la striation transversale (*Handbuch d. Gewebelehre*, p. 607). Chez l'embryon humain de neuf semaines, il constate et dit également que « le myocarde, comme les autres muscles, se forme aux dépens de cellules musculaires fusiformes et étoilées... Mais il semble résulter des recherches de Weismann (*Müller's Archiv*, 1861) qui confirment l'existence de ces cellules, que ce n'est pas seulement par formation d'anastomoses, comme je l'ai admis, mais encore par simple juxtaposition que ces cellules constituent, dans le cœur entièrement développé, des faisceaux musculaires. D'après mes communications antérieures, il semble que la formation de cellules musculaires cesse dans le milieu de la période embryonnaire, et que l'accroissement ultérieur du cœur se fasse uniquement aux dépens de l'accroissement des éléments déjà présents. »

Kœlliker (1876-1879).

Kœlliker exprimera encore cette même opinion dans la deuxième édition de son Embryologie humaine (1876-1879) et l'illustrera par la répétition de la même figure (*fig.* 559) représentant à l'état d'isolement les cellules musculaires cardiaques d'un embryon humain de neuf semaines. Il y était parvenu, du reste, dès 1859, c'est-à-dire bien avant Weismann. Mais c'est cependant bien ce dernier qui donna en réalité sa formule, simplement précisée ensuite par Eberth, de la théorie pluricellulaire, en résolvant les fibres myocardiques des Vertébrés supérieurs adultes en segments nucléés qu'on pouvait considérer comme des cellules, tout aussi bien que les myocardes embryonnaires et fœtaux.

Aeby (1863).

Si maintenant nous suivons la conception « pluricellulaire », nous voyons Aeby (1863) lui fournir, à l'encontre de la conception « syncytiale » que venait, après Lebert, de corroborer Gastaldi (1862), un appui tiré de la façon dont lui-même envisageait les cellules des travées de Purkinje. Aeby admet que les fibres de Purkinje sont formées de cellules qui, primitivement distinctes, se transforment peu à peu en fibres myocardiques par disparition des cloisons intercellulaires. Il voit même la fonte des cloisons s'effectuer sous le microscope, par l'action de la potasse sur une des préparations fraîches de filaments de Purkinje les plus belles qui se puissent imaginer. Mais, d'autre part, il n'admet pas, comme le faisait Weismann, l'accrois-

sement dans tous les sens de cellules fusiformes dont les extrémités viendraient se mettre en rapport les unes avec les autres et se souder.

Fox (1865) étudie le développement du myocarde chez le Poulet. Comme Lebert, il a observé qu'il est d'abord formé de cellules embryonnaires sphéroïdales. Celles-ci s'allongent ensuite pour devenir fusiformes ou ramifiées ; puis, au quatrième jour de l'incubation, elles s'anastomosent entre elles par leurs prolongements. Tout ceci est dit sans détails, ni dessins, ni discussion. En somme, l'auteur adopte bien la conception « pluricellulaire », mais il n'admet pas, comme Weismann, la fusion des cellules embryonnaires pour constituer des fibres. Il croit que les fibres résultent de leur allongement suivi d'anastomoses (?) ultérieures à peu près comme l'a supposé Eberth.

Conception de L. Frédéricq : La substance contractile serait une différenciation de surface.

L. Frédéricq (1875) embrasse également les idées de Kœlliker et de Weismann, en ce sens qu'il admet un processus de fusionnement dans les cellules myocardiques embryonnaires et la résolubilité des fibres myocardiques en segments répondant chacun à une cellule. Il émet ensuite une idée toute particulière quant à l'origine de la substance contractile dans les cellules musculaires ainsi fusionnées. Il considère la substance contractile comme une formation élaborée par la cellule à la surface, et non à l'intérieur et aux dépens de son protoplasma actif. Les éléments fibrillaires seraient comparables, de la sorte, aux fibrilles conjonctives.

Conception de Ranvier (1875).

Dans le début de l'année 1876, Ranvier (1880) fournit enfin à la théorie « pluricellulaire » un appui qui, étant donnée sa conception nettement pluricellulaire de la fibre myocardique, parut à tous d'une importance extrême. Il observa que le myocarde du Poulet, du troisième au quatrième jour de l'incubation, et que le cœur du Têtard de Grenouille du huitième au onzième jour après l'issue de l'embryon hors de la masse gélatineuse de l'œuf, se résolvent facilement en cellules par l'action prolongée de l'alcool au tiers ou de l'acide chromique à 1 p. 1000. Et contrairement à L. Frédéricq, il montra à l'évidence que la substance contractile, fibrillaire et strié en travers, est comprise toujours au sein du protoplasma et élaborée par lui par le fait d'une activité qu'il compare à l'activité sécrétoire, mais non pas par une transformation *in situ* de cette matière. Ce sont ces mêmes idées, — c'est-à-dire celles qui semblaient alors clairement résulter des travaux de Weismann, de Kœlliker et de Ranvier, qui furent exposés par l'un de nous (J. Renaut, 1893) en spécifiant toutefois, à l'occasion du développement de la substance contractile en général, que celle-ci n'est

La substance contractile est élaborée au sein du protoplasma.

C'est une *édification protoplasmique.*

nullement un *produit* de l'activité sécrétoire, mais une *édification* du protoplasma, ce qui est bien différent.

Bernays (1876), dans un travail sur le développement des valvules auriculo-ventriculaires, consacre quelques lignes à la structure du myocarde embryonnaire. Il ne fait que reproduire et confirmer la description de Weismann. Après l'action de l'acide chromique dilué, il décrit entre les cellules musculaires embryonnaires des lignes à double contour d'un jaune brillant, non colorées par le carmin et les couleurs d'aniline, et qui lui donnent l'impression de lignes cimentaires. Il est donc partisan de la théorie « pluricellulaire ». En outre, il a cru remarquer — et il a figuré — que la substance contractile ne se développe que sur un côté de la cellule musculaire, comme Ranvier l'avait décrit dans les muscles embryonnaires de la lame natatoire des têtards d'Anoures (1). Enfin, il a figuré très nettement la terminaison des fibres myocardiques de l'embryon de Bœuf (long de 15 millimètres) dans le tissu conjonctif de la face ventriculaire de la mitrale.

Passons maintenant aux embryologistes qui ont établi, développé et soutenu la conception « syncytiale » à peine ébauchée par Lebert.

La conception syncytiale prend corps avec les travaux de Gastaldi (1862).

C'est à Gastaldi (1862) que revient l'honneur d'avoir discuté le premier la manière de voir de Kœlliker et de Weismann. Pour lui, les fibres myocardiques ne se forment pas par la fusion de cellules courtes primitivement distinctes, mais bien par l'allongement axial continu et la division continue aussi des noyaux des éléments cellulaires embryonnaires. Il montra qu'en traitant le myocarde d'un jeune Pigeon (23 jours) par la potasse caustique en solution dans l'eau, les segments qu'on isolait ainsi étaient en majorité formés de deux noyaux et non d'un seul. Et chez le Pigeon de cinq semaines, les segments à un noyau lui apparurent très rares, ceux à trois noyaux formant le grand nombre, etc.; ainsi de suite. Tel fut le premier coup porté à la notion de cellules courtes secondairement fusionnées. Chaque travée du myocarde isolable en fibres semble au contraire le siège d'un allongement continu. Aeby (1863), comme nous l'avons déjà dit, n'apporta à cette manière de voir qu'une objection tout à fait indirecte. En revanche Ch. Rouget (1863) déclarait formellement à la même époque que les prétendues cellules musculaires ramifiées et anastomosées n'existent pas davantage dans le myocarde que des cellules soudées en

(1) On sait maintenant qu'il en est ainsi seulement parce que ces derniers sont des « muscles lamellaires » (J. Renaut, 1893).

série linéaire n'existent dans les faisceaux primitifs des muscles striés ordinaires. Chez l'embryon de Poulet de la trente-sixième heure environ, il constatait que la tunique musculaire, interposée aux grandes cellules du péricarde et à celles de l'endocarde, forme un réseau complet à mailles entrecroisées. Ce réseau, très délicat, est essentiellement constitué par des stries fibrillaires, granuleuses, pâles, empâtées dans une substance « conjonctive » homogène, granuleuse, semée de noyaux nombreux et rapprochés. A ce stade, ajoute Rouget, des fragments du réseau isolés par la dilacération et munis de noyaux, une fois mis en liberté, répondent chacun à ce qu'on a décrit sous le nom de cellules rameuses : celles qu'on a supposées s'être secondairement anastomosées les unes avec les autres.

De tels faits, Rouget déduisit une théorie de la constitution des éléments musculaires striés qui lui appartient en propre, et que nous n'avons pas à discuter ici. Mais par eux-mêmes ces faits paraissent incontestables; et l'objection que fait Rouget à l'existence réelle, en tant que cellules, des segments rameux que met en évidence la dissociation d'une formation aussi délicate que le myocarde de l'embryon de Poulet du milieu du deuxième jour d'incubation, conservera toujours une grande force. Les partisans actuels de la conception « syncytiale » y ont eu d'ailleurs, depuis Rouget, tous recours. Il semble bien aussi que Rouget a saisi sur le fait la différenciation marginale du protoplasma (sarcoplasme) intercontractile. Il dit en effet que la substance « conjonctive » (1) périphérique des trabécules du réseau se solidifie d'abord, enfermant les stries fibrillaires dans des gaines anhistes plus ou moins résistantes. C'est à cette époque que les fragments du réseau dilacérés et munis de noyaux présentent l'aspect des prétendues cellules musculaires ramifiées et anastomosées. Il ajoute que le développement ultérieur se borne à l'accroissement et à la segmentation des trabécules du réseau d'après un mode qui se rapproche beaucoup de celui des muscles lisses de la vie organique. Nous reviendrons sur ce point; mais il importe de faire remarquer qu'indépendamment de leur interprétation imaginée par Rouget, — laquelle est toute théorique, — les faits qu'il a relevés il y a plus de quarante ans et que nous venons d'énoncer sont exactement ceux (2) indiqués par M. Heidenhain (1899) tout

(1) Rouget admettait que les faisceaux de fibrilles constituaient l'élément anatomique autonome et spécial du tissu musculaire strié, et se développeraient donc indépendamment. Il considérait, en vertu de cette vue, il faut le dire absolument erronée, que dans le réseau myocardique tout ce qui n'était pas fibrille, noyaux et substance granuleuse renfermant les noyaux eux mêmes, était de signification purement connective.

(2) M. Heidenhain (1899) dans le myocarde d'un embryon de Canard de trois jours (coupe tangentielle), met en effet en évidence un réseau de cellules complètement

récemment, et qui lui ont été révélés par la technique moderne la plus perfectionnée; tandis que Rouget (1863) n'en avait pour ainsi dire aucune à sa disposition, comme le fait justement observer Marceau (1903-*b*).

Eckhard (1866) eut le très grand mérite de poursuivre la question en se mettant dans des conditions qui peuvent servir de modèle. Il étudie le myocarde sur l'embryon de Poulet pris sur des œufs couvés par la Poule: c'est-à-dire dans leur état de développement tout à fait normal. Il les ouvre dans un espace chaud constitué par une étuve spéciale. Les fragments de myocarde sont prélevés sur le cœur encore battant et examinés dans une solution d'albumine sur la platine chauffante. Eckhard observe ainsi des éléments, à proprement parler, *vivants*. Le sérum iodé, les solutions faibles de bichromate de potasse, constituent ses réactifs de contrôle. Dans ces conditions, dit-il, si l'on examine un fragment de la paroi cardiaque entre la fin du deuxième jour et le commencement du troisième à partir du début de l'incubation, on voit un grand nombre de noyaux inclus dans un protoplasma finement grenu. Et il paraît impossible, par aucun moyen, de découvrir dans ce protoplasma des limites cellulaires répondant chacune à un territoire individualisé par un ou plusieurs noyaux. On ne trouve là rien qui ressemble à de véritables cellules. Le cœur embryonnaire, dès qu'il commence à se mouvoir et qu'il se montre comme une masse contractile séparée de son entourage, *n'apparaît pas composé de cellules*. Même à des stades plus avancés de son développement, on n'y trouve jamais un élément ressemblant à une cellule. Et « il est à peine besoin de remarquer que *la contraction du jeune cœur est effectuée uniquement par le protoplasma*. Les noyaux ne font que suivre passivement les mouvements du protoplasma sans jamais éprouver aucune modification de forme. On constate simplement un mouvement ondulatoire qui permet de reconnaître l'élément du cœur qui se contracte, mais qui, hors cela, ne fournit pas d'autre notion sur le processus de la contraction ».

Eckhard (1866) constate que le myocarde bat rythmiquement au stade purement protoplasmique.

Syncytium primitif.

Cette observation, qui sera refaite, en 1876, par Bernays, est absolument capitale. Elle prouve que la contraction du mode brusque est à l'origine une fonction essentielle du protoplasma myoblastique. Et cette propriété une fois constatée, — comme elle le fut pour la première fois, semble-t-il bien, par Eckhard, — il devient impossible

fusionnées en un véritable syncytium délimitant des espaces vides encore peu nombreux, et dans lequel existent des noyaux et des fibrilles. Heidenhain spécifie seulement qu'alors ces fibrilles sont déjà complètement développés et possèdent leur striation transversale.

de soutenir plus longtemps que la substance contractile, qui l'exercera plus tard, soit une simple sécrétion du protoplasma ainsi que l'avait admis Ranvier.

Ce n'est qu'à la fin du troisième jour qu'Eckhard a vu se différencier les premiers éléments de cette substance contractile Alors apparaissent, dans la masse protoplasmique, une grande quantité de fibres fines, à trajet en général irrégulier, qui s'anastomosent plus ou moins richement les unes avec les autres. Elles marchent toujours sur les bords du noyau ; il semble qu'elles se soient formées sous son influence. Elles suivent, dans le protoplasma, des séries de noyaux. Elles se multiplient le long et sur le pourtour de ces derniers, dessinant ainsi au sein du protoplasma des fibres distinctes, rameuses.

Ce sont elles qui donnent souvent des images ressemblant à des cellules étoilées, dont aucune, d'ailleurs, n'affecte une forme cellulaire caractéristique. Elle ne présentent, du reste, aucun indice de membrane d'enveloppe.

Il résulte à l'évidence, de la description d'Eckhard, que le myocarde embryonnaire est un syncytium.

Substance contractile fibrillaire.

Dès l'apparition du dispositif contractile au sein de ce dernier, les noyaux subissent un processus de régression d'autant plus accusé que le développement des éléments fibrillaires se poursuit davantage. Leur grosseur et leur nombre diminuent de plus en plus relativement à la substance intermédiaire et à ses fibres. Dès que celles-ci sont « consolidées », la striation transversale commence à apparaître çà et là, sans d'ailleurs être annoncée par aucun signe particulier. Dès que les fibres striées formées de la sorte se sont un peu accrues en largeur et montrent leur striation transversale très nette, on peut observer les connexions variées qu'elles ont entre elles. Il subsiste, en effet, dans leurs intervalles, assez de substance amorphe semée de noyaux pour qu'on puisse suivre aisément leur trajet. Plus tard, lorsque les fibres sont rapprochées étroitement les unes des autres, cela devient plus difficile. L'auteur conclut qu'il y a une grande analogie entre le développement de la musculature cardiaque et celui des muscles du squelette. Dans les deux cas, *des masses profondes, semées de noyaux et non scindées* en véritables *cellules, forment le premier matériel.* Dans les deux cas aussi, naissent au sein du protoplasma, directement et sans aucun intermédiaire, des fibres [fibrilles] délicates, qui croissent peu à peu en épaisseur et montrent de très bonne heure la striation transversale. En résumé, pour Eckhard, dans le cœur embryon-

naire et déjà contractile des Oiseaux (1), il n'y a pas de cellules; et la conception qui représente le cœur comme formé de cellules étoilées ne correspond pas à la réalité.

Le travail d'Eckhard est certainement un de ceux qui doivent être retenus comme ayant une très grande portée ; et d'ailleurs, parmi les faits qu'il met en lumière, il n'en est pour ainsi dire aucun qui soit, à l'heure qu'il est, sérieusement contesté. Wagener (1872) ne fit qu'en vérifier, en somme, l'exactitude. En outre, il put observer, sous l'endocarde des jeunes animaux, des extrémités de fibres musculaires striées en cours de croissance. Il constata qu'elles s'étendent dans un protoplasma riche en noyaux, sous forme de bandes vitreuses homogènes, non encore striées, telles là, par conséquent, qu'en le myocarde tout entier à la fin du troisième jour de l'incubation chez le Poulet, d'après les observations d'Eckhard.

Disques sarcoplasmiques de Mac Callum (1897).

Il ne semble cependant pas que tout ceci ait eu une véritable influence sur l'opinion générale. Kœlliker, dans la deuxième édition de son Embryologie de l'Homme (1876-1879) et même dans la traduction française de ce livre (1882), conserve son opinion ancienne. « pluricellulaire », sur la constitution initiale du myocarde. Mac Callum (1897), qu'on a quelquefois rangé (Marceau, 1903-*b*) parmi les partisans de la conception syncytiale, nous semblerait plutôt avoir adopté celle de Kœlliker. Car il dit formellement, en résumant lui-même son travail (1899) : « Il faut se souvenir que la cellule cardiaque apparaît tout d'abord comme une structure fusiforme, renfermant [à son intérieur, *containing* un réseau irrégulier qui tend à devenir plus régulier quand le développement marche en avant. Vue en section transversale, elle présente nombre de disques qui ont reçu le nom de disques sarcoplasmiques. Certains d'entre eux se subdivisent en d'autres plus petits, et, dans leurs intervalles, il se fait une accumulation du réseau pour former les faisceaux fibrillaires. Ces faisceaux fibrillaires se forment d'abord à la périphérie de la cellule, et, graduellement, se développent vers le centre jusqu'à ce que la fibre soit complète ». Il explique encore plus clairement cette conception toute particulière du développement et de l'origine des faisceaux fibrillaires

(1) Eckhard a non seulement constaté que le myocarde, encore à l'état d'une masse protoplasmique semée de noyaux, se contracte déjà rythmiquement alors qu'il ne renferme encore aucun dispositif fibrillaire, même réduit à des fibrilles lisses ; mais encore il a reproduit, sur le cœur embryonnaire de trois jours seulement, toutes les expériences de *section* qu'on a l'habitude de faire sur le cœur de la Grenouille. Toutefois, c'est sur l'embryon du douzième jour que l'expérimentation est le plus facile. C'est là un fait d'une importance vraiment considérable, et qui vient à l'appui des observations antérieures de v. Baer, Remak, puis ensuite de celles de Preyer, de Chiaruggi et de His jun.

(*Muskelsæulchen* ou colonnettes de Kœlliker), quand il dit qu'après que les disques sarcoplasmiques primitifs se sont subdivisés en secondaires plus petits, « aux angles, entre ceux-ci, il se fait une accumulation ou une différenciation de la substance du réseau, laquelle donne naissance à des masses disposées longitudinalement. La première formation de celles-ci se fait sur le pourtour de la périphérie de la cellule. Elles deviennent ce qui, dans la cellule adulte, est connu sous le nom de faisceaux fibrillaires, et les disques restés dans leurs intervalles sont les disques sarcoplasmiques ». Nous avons insisté sur ces détails, parce que Mac Callum est le premier, mais, semble-t-il, aussi le seul, qui attribue jusqu'ici au sarcoplasma des cellules musculaires cardiaques une structure rétiforme parfaitement régulière et définie et qui place celle-ci en rapport direct avec la formation des éléments fibrillaires de la substance contractile. Nous verrons un peu plus loin que cette dernière opinion ne semble pas non plus fondée.

v. Ebner (1900), en revanche, reprend et poursuit la conception « syncytiale ». Il fait observer d'abord que sur les coupes de cœurs embryonnaires (fixés par le liquide de Müller) on peut suivre les faisceaux fibrillaires striés sur des séries de cellules reconnaissables comme telles chacune par leur noyau, exactement comme on suit les fibrilles conjonctives d'un tendon embryonnaire tout du long des séries de cellules connectives de celui-ci. Déjà sur les embryons de trois jours, chez le Poulet, alors que le cœur a commencé à battre, on peut voir, sur le côté interne des myoblastes, — qui à cette époque forment une couche unique, — les fibrilles, dépourvues encore de striation transversale, se poursuivre sans s'interrompre sur un grand nombre de corps cellulaires consécutifs. La continuité de la substance contractile existe donc de très bonne heure dans le myocarde. Chez les Vertébrés inférieurs, aussi, on trouve des faisceaux de fibrilles qui passent sans discontinuité entre un grand nombre de noyaux. Il rappelle que Flemming (*Ergeb. d. Anat.* Bd. 7. p. 425) a soutenu que dans le cœur des larves de Salamandre, la musculature forme un plexus continu à mailles larges. Et il affirme positivement que, chez les embryons de Mammifères, *on ne trouve à aucun stade la substance contractile renfermée dans un élément unicellulaire.* Ce qu'on croit avoir isolé sous cette forme, ce sont, — d'après ce qu'on voit sur les coupes, — des myoblastes avec leur masse fibrillaire primitivement unilatérale, déchirés aux extrémités. Les cellules musculaires isolables des cœurs embryonnaires, telles qu'en premier lieu les représenta Kœlliker (1859), sont toujours épointées à leurs deux extrémités ou

munies de rameaux latéraux pointus. « Personne, ajoute-t-il, n'a pu démontrer, dans la musculature typique d'un cœur d'embryon, des cellules à extrémités tronquées transversalement, fusionnées en série les unes derrière les autres. La seule chose qui ait pu conduire à cette opinion, ce sont certaines formes des fibres de Purkinje où l'on voit des éléments disposés en série les uns derrière les autres avec des extrémités tronquées transversales. Mais, même là, les faisceaux fibrillaires passent sans discontinuité d'une cellule à l'autre. » HOYER (1901) arriva peu après aux mêmes conclusions pour le têtard de Grenouille et l'embryon de Lapin. Il regarde comme possible, d'ailleurs, l'anastomose précoce des myoblastes cardiaques initialement distincts, par fusion de leurs prolongements se comportant comme des pseudopodes.

Travaux de GODLEWSKI ; démonstration définitive de la conception syncytiale.

GODLEWSKI (1901, 1902) est certainement, de tous les auteurs qui se sont succédé, celui qui après ECKHARD a fait faire à la question de l'histogenèse des fibres cardiaques le pas le plus important (1). — Le myocarde de l'embryon de Lapin de douze jours est formé seulement d'une couche étroite de tissu musculaire comprise entre le péricarde et l'endocarde. Un peu plus tard, il se subdivise en deux couches, interne et externe. La couche externe, adjacente au péricarde, est beaucoup plus avancée que l'interne, sous-endocardique. C'est la zone dans laquelle le tissu embryonnaire se transforme en tissu musculaire cardiaque proprement dit.

Cellules musculaires embryonnaires rameuses et anastomotiques.

Dans cette zone, les cellules embryonnaires (sur l'origine desquelles l'auteur dit qu'il s'expliquera ultérieurement) sont incluses dans une substance fondamentale réfringente. Elles sont en général assez distantes les unes des autres. Par leur aspect, leur groupement, ces cellules ressemblent complètement, dans leur état indifférent, à des éléments du tissu mésenchymateux. Ce sont des figures étoilées, riches en protoplasma, munies de longs et fins prolongements. Dès le début de leur différenciation, on peut observer que ces éléments, à l'aide de leurs longs prolongements, entrent en connexion les uns avec les autres (*fig.* 27).

Ensuite, les cellules rameuses et anastomotiques les unes des autres deviennent le siège d'une multiplication active. Elles deviennent par suite plus proches les unes des autres. Du même pas, les prolonge-

(1) Les fixations au sublimé, au sublimé acétique ou par le liquide de VAN GEHUCHTEN-CARNOY, ont seules donné a GODLEWSKI de bons résultats. Il colore, apres inclusion dans la paraffine, les coupes sur le porte-objet, soit par l'hématoxyline ferrique avec coloration ultérieure du protoplasma par l'éosine ou le Bordeaux R, soit par l'Hématéine et l'éosine.

ments protoplasmiques qui les relient deviennent plus épais et rendent de la sorte l'union des cellules entre elles plus intime. On observe souvent une division nucléaire non suivie de division du corps cellulaire ; il en résulte des cellules rameuses à deux noyaux. Souvent aussi la division du corps cellulaire demeure simplement incomplète ; les cellules filles restent quelque temps unies par un cordon protoplasmique grêle, qui plus tard s'accroît et dessine un corps cellulaire intermédiaire. — Et, le nombre des cellules augmentant toujours, les

Multiplication des noyaux et division incomplète des corps cellulaires.

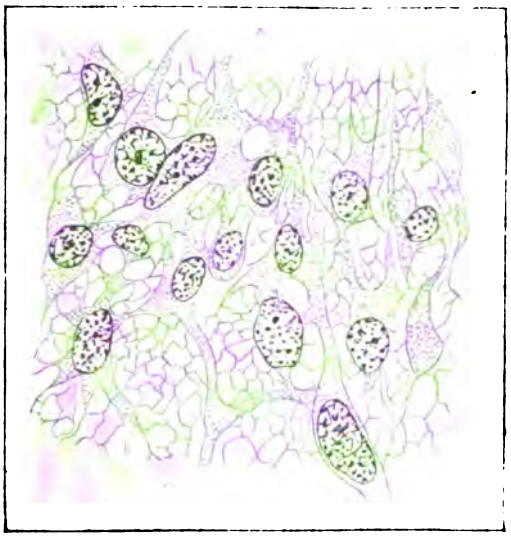


fig. 27. — Lapin long de 8 millimètres 1/2. Eléments constitutifs du myocarde embryonnaire à ce stade, d'après GODLEWSKI (1902).

Cellules musculaires anastomosées par de fins prolongements.

(Fixation par le mélange de Carnoy-van Gehuchten. Coloration par l'hématoxyline ferrique et l'éosine).

connexions entre elles devenant de plus en plus nettes par l'élargissement des ponts protoplasmiques qui les relient, on voit du même pas les espaces intercellulaires devenir de plus en plus étroits. Ainsi les cellules se fondent peu à peu en une masse unique, dans laquelle sont disséminés les noyaux. Il se forme par suite une sorte de syncytium dû à la fusion des cellules primitivement anastomosées entre elles, mais cependant distinctes (telles qu'on les observe dans un jeune tissu connectif). Chez les embryons de Lapin de seize à dix-sept jours, il subsiste encore de nombreux points où les cellules ne sont pas

L'ébauche myocardique devient un syncytium continu.

fusionnées encore complètement. On y voit des groupes cellulaires, unis à la vérité les uns aux autres, mais conservant encore jusqu'à un certain point de vue leur individualité territoriale. Un peu plus tard, le syncytium s'achève; et *finalement, l'ébauche du muscle cardiaque représente une masse unique de protoplasma semée de noyaux.*

M. Heidenhain (1899), sur une coupe tangentielle du myocarde de l'embryon du Canard de trois jours, avait déjà, comme nous l'avons dit, constaté l'existence d'un réseau de cellules complètement fusionnées en un syncytium et délimitant seulement encore quelques espaves vides. Mais le grand mérite d'avoir observé, pour ainsi dire, pas à pas le processus même suivant lequel s'opère le passage de la formation cellulaire rameuse et anastomotique du myocarde embryonaire à l'état syncytial, appartient à Godlewski seul.

Marceau (1902-*a*, 1903-*b*), a fait un travail méritoire en reprenant les recherches de Godlewski et en les étendant à un grand nombre d'animaux vertébrés, surtout aux Vertébrés inférieurs, qui à ce point de vue n'avaient pas encore été l'objet d'études sériaires satisfaisantes. Chez les très jeunes embryons d'Orvet (*Anguis fragilis*) de trois millimètres de long, il a constaté que le myocarde est formé par une masse protoplasmique très finement granuleuse et peu abondante relativement à la masse des nombreux noyaux, sphériques et assez volumineux, qu'elle renferme. Aucune limite cellulaire n'est visible; de sorte que le myocarde, formé de myoblastes à protoplasma intimement fusionné, est un véritable syncytium ou plutôt un *plasmodium* : car il est « très probable » que les myoblastes ont eu, dès le début, leur protoplasma entièrement fusionné. On ne distingue encore aucune fibrille contractile dans ce myocarde, qui pourtant se contracte nettement d'une façon rythmique au moment de la fixation. Chez le jeune têtard de Grenouille, issu depuis une dizaine de jours de la masse gélatineuse de l'œuf, Marceau observe un état analogue, constate l'absence de tout rudiment de dispositif fibrillaire contractile, et toutefois confirme l'existence des mouvements rythmiques. Il lui semble donc — et à bon droit — établi désormais que le myocarde des embryons de Vertébrés se contracte déjà rythmiquement, avant que des fibrilles striées n'apparaissent dans les protoplasmas complètement fusionnés de ses myoblastes. Chez l'embryon d'Orvet de 4 millimètres 1/2 de longueur, le myocarde a la même constitution. Mais on y aperçoit déjà quelques fibrilles striées embryonnaires s'étendant sur plusieurs territoires cellulaires. Mêmes observations générales chez l'embryon de Truite avant sa sortie de l'œuf (longueur 9 millimè-

tres), chez celui du Poulet de soixante et onze heures. — En somme, les conclusions de MARCEAU ne diffèrent de celles de GODLEWSKI qu'en ce que, comme M. HEIDENHAIN, il pense que les myoblastes se fusionnent de très bonne heure et sont unis d'emblée par de larges anastomoses, si même ils ne forment pas un véritable plasmodium dès le début.

GODLEWSKI. admet au contraire que les myoblastes ramifiés sont d'abord distincts, — du moins par leur corps cellulaire tout comme le sont les cellules d'un jeune tissu conjonctif. — Ce n'est que plus tard, alors que du reste ils ont différencié à leur intérieur un petit nombre déjà de fibrilles striées (*fig. 28*), qu'ils se fusionnent de plus en plus par leurs prolongements élargis et constituent un syncytium de provenance absolument secondaire.

Quoi qu'il en soit, lorsque ce syncytium est formé et que le plan des myoblastes cardiaques n'est plus qu'une masse continue semée de noyaux, commence à s'exercer activement le processus formateur des éléments fibrillaires, c'est-à-dire de la substance contractile proprement dite.

HISTOGÉNÈSE DE LA SUBSTANCE CONTRACTILE ; INDIVIDUALISATION DES FIBRES RAMEUSES MYOCARDIQUES. — Nous n'entendons pas reprendre ici la question de la nature essentielle et de la signification morphologique exacte des éléments fibrillaires de la substance contractile ; il nous devra suffire d'indiquer le lieu de son apparition dans le myocarde ramené à l'état syncytial, et d'exposer le rôle que sa mise en place au sein de ce dernier joue dans le phénomène très important de l'individualisation définitive des fibres cardiaques.

Origine de la substance contractile striée.

Contrairement à ce que pensait ROUGET (1863), chacun s'accorde à admettre, aujourd'hui, que les éléments primitifs de la substance contractile n'ont pas une existence indépendante des éléments cellulaires qui forment, par leur réunion, le myocarde embryonnaire. On n'admet pas davantage, avec MARCHESINI et FERRARI (1896), que les fibrilles ont chacune une origine cellulaire prise pour chacune aussi dans une cellule embryonnaire, — le *sarcoblaste*, — qui, pour la former, se changerait en cette fibrille, ou plutôt en un faisceau fibrillaire (cylindre primitif) après atrophie de ses noyaux devenus multiples. Il est également certain qne les fibrilles ne sont pas de simples fils élastiques enroulés sur eux-mêmes pour dessiner la striation transversale, comme l'avaient soutenu MARCHESINI et FERRARI bien après ROUGET. On sait, au contraire, à n'en pas douter, que les éléments de

Les fibrilles musculaires naissent au sein du protoplasma et y demeurent enfermées.

la substance contractile sont des fils rectilignes qui prennent naissance au sein du protoplasma pour ne cesser à aucun moment de leur existence ultérieure normale d'y être compris.

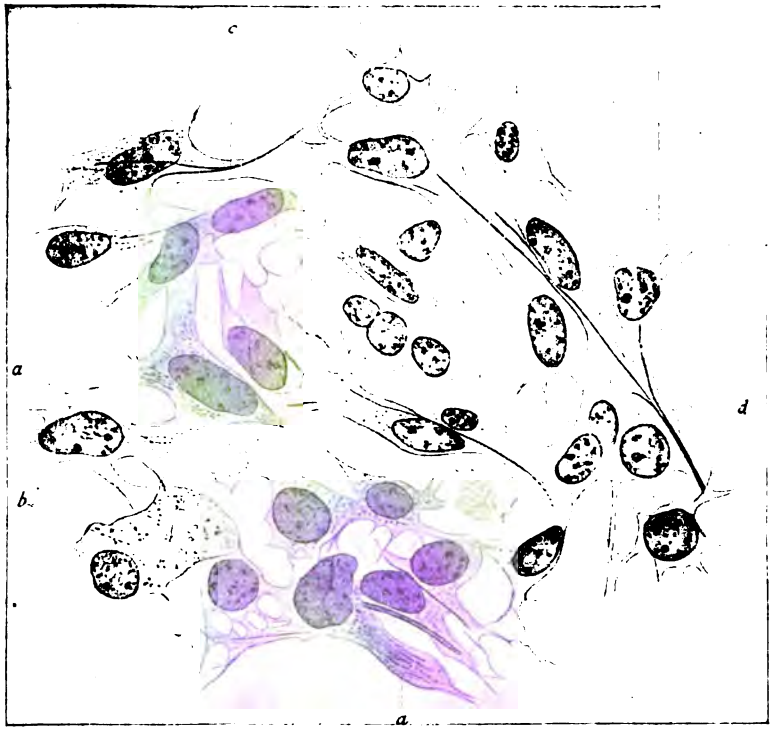


fig. 28. — Lapin long de 9 millimètres. Cellules musculaires cardiaques avec leurs anastomoses et montrant le début des différenciations fibrillaires de la substance contractile. — D'après Godlewski (1902).

a, Cellules dans lesquelles apparaissent des granulations protoplasmiques rangées en séries; — *b*, cellules avec centrosomes et asters; — *c*, fibrilles en train de se ramifier par fissuration longitudinale; — *d*, fibrilles parcourant plusieurs territoires cellulaires.

(Fixation par le mélange de Carnoy-van Gehuchten. Coloration par l'hématoxyline ferrique et l'éosine).

Nous savons aussi très positivement que les éléments premiers et irréductibles de la substance contractile striée, — dont les fibrilles des muscles moteurs des ailes des Insectes fournissent le meilleur et le plus simple exemple, — ont au sein du protoplasma une individualité parfaite qui se traduit clairement par l'indépendance de leur fonction-

nalité. Les groupements connus sous le nom de « faisceaux primitifs » dans les muscles moteurs des ailes des Insectes, se résolvent, en effet, aisément en leurs fibrilles constitutives quand on rompt le réseau de trachées qui les individualise. Et si l'on observe ces fibrilles dans l'albumine de l'œuf, comme l'a fait il y a longtemps MERKEL, on constate qu'elles continuent pendant plusieurs heures à vivre et à se contracter, chacune individuellement pour son compte. Aucune, non plus, n'est sensiblement rattachée aux noyaux semés en grand nombre dans le protoplasma granuleux qui les unit et les sépare au sein du faisceau primitif.

Indépendance des fibrilles au sein du cytoplasma.

Or, au point de vue cytologique, ce dernier est, — tout comme le syncytium myocardique secondaire d'un cœur embryonnaire, — une masse de protoplasma continue et semée de noyaux. On voit d'emblée que les fibrilles de substance contractile, reliées entre elles par des anastomoses obliques (RANVIER, 1880), ont pris une ordonnance tout à fait indépendante par rapport aux nombreux noyaux dont le protoplasma est parsemé et qui, une fois qu'elles se sont développées complètement et en grand nombre, occupent simplement les écarts qu'elles laissent entre elles sans affecter par rapport à elles aucune autre ordonnance régulière.

Cette série de notions simples, qui se dégagent d'un fait parfaitement connu d'histologie comparée, permettra de comprendre beaucoup plus aisément le développement de la substance contractile dans un myocarde au stade syncytial, et la réduction ultérieure de celui-ci en un réseau de fibres myocardiques rameuses individualisées chacune par son écorce contractile. En effet, si l'on se reporte simplement aux récentes et si intéressantes recherches de GODLEWSKI (1) sur le développement du tissu musculaire strié chez les Mammifères, on verra immédiatement que les muscles moteurs des ailes des Insectes répondent exactement à un muscle strié embryonnaire arrêté dans son évolution et achevé sur le type initial de son développement.

Développement des fibrilles.

GODLEWSKI (1902) établit que la striation transversale des muscles du squelette et du myocarde à son origine dans des *granulations primaires plasmatiques* très fines, apparaissant à un moment donné au sein du protoplasma continu et semé de noyaux des éléments musculoformatifs (voy. *fig.* 28). Ces granulations s'ordonnent en séries; puis elles se

(1) D'après GODLEWSKI (1902) les fibres musculaires des muscles du squelette des Mammifères se développent principalement par fusion de plusieurs cellules musculoformatives. Un petit nombre seulement, chez les Vertébrés supérieurs, proviennent de l'accroissement d'une cellule unique, et dans ce cas la division du noyau ne s'accompagne pas de la division ultérieure du corps cellulaire.

réunissent à l'aide d'un fin *filament plasmatique*. Ainsi naissent de fines fibrilles (*Elementar fibrillen* d'Apathy — *histologische fibrillen* de M. Heidenhain). L'accroissement, l'épaississement, la différenciation de la structure intime des fibrilles, aboutissent à la formation de deux substances différentes et par suite à l'élaboration de la striation transversale. Tout du long des fibrilles, les segments de celles-ci qui, par exemple, se teignent en noir par la laque ferrique suivie de la coloration par l'éosine répondent aux disques épais (*De* — *Q*). Celles que l'éosine teint en rouge répondent aux bandes claires qui seront traversées par un disque mince (*Bc* — *J*). Ces fibrilles ont un trajet très étendu, tout à fait indépendant des territoires cellulaires originels.

Stade des granulations sériées.

Dans le myocarde des Mammifères, la différenciation de la structure intime du protoplama où vont naître les fibrilles, commence au cours même du processus de fusion des myoblastes cardiaques : c'est-à-dire quand ils ressemblent encore à un rets de cellules fixes du jeune tissu conjonctif. Elle n'a paru ni à Godleswki, ni plus tard à Marceau (1902-*b*, 1903-*b*) précédée de la figuration du sarcoplasma en « disques sarcoplasmiques » telle que l'avait décrite Mac Callum. On voit simplement les granulations, primitivement éparses dans le protoplasma, ou plutôt certaines d'entre elles (1) s'ordonner en séries, reliées par un filament très fin que l'éosine teint en rouge. Le développement ultérieur de ces fibrilles, ainsi mises en place et individualisées au sein du protoplasma, est ensuite calqué sur celui qu'on observe dans les muscles du squelette.

Stade des filaments homogènes plasmatiques.

Après le stade des granulations, vient celui des *filaments homogènes* (*Einheitlich*) plasmatiques (*fig. 29*). Puis se différencient dans les fibrilles deux substances histochimiquement distinctes. Les segments correspondant aux disques épais, colorés en noir par l'hématoxyline ferrique, se succèdent tout du long de la fibrille, où ils apparaissent comme inclus dans le filament plasmatique coloré en rouge. Au stade où les cellules sont encore distinctes les unes des autres, les fibrilles ne se voient que dans le domaine des cellules où elles ont pris naissance ; ça et là seulement on les voit s'engager dans leurs prolongements

(1) Nous disons *certaines d'entre elles* à dessein. De fait, nous ne savons pas encore exactement quelle est la véritable constitution des myoblastes rameux où vont se différencier les fibrilles. Car il faudrait les avoir observés vivants, dans leur propre plasma ou dans une solution isotonique, pour savoir si, à ce stade, les granulations qu'on pourrait appeler *fibrillaires* sont les seules distinctes, ou s'il y en a d'autres, présentant des caractères différents, etc. Chacun sait en effet que les fixations au sublimé acétique et même le liquide de van Gehuchten-Carnoy fixent le protoplasma en le vulnérant, et le sèment de granulations absolument artificielles.

(voy. *fig. 28*). Un peu plus tard, quand ces mêmes cellules ont commencé à se fusionner par élargissement de leurs corps protoplasmiques principaux et de leurs prolongements protoplasmiques unitifs, les fibrilles se prolongent sur plusieurs territoires cellulaires voisins.

fig. 29.— Lapin de 8 millimètres 1/2; portion du myocarde où les cellules musculaires sont déjà fusionnées. — D'après Godlewski (1902).

Fibrilles continues, en grande partie isolées. Granulations en série et *filaments homogènes*.

(Fixation par le mélange de Carnoy-van Gehuchten. Coloration par l'hématoxyline ferrique et l'éosine).

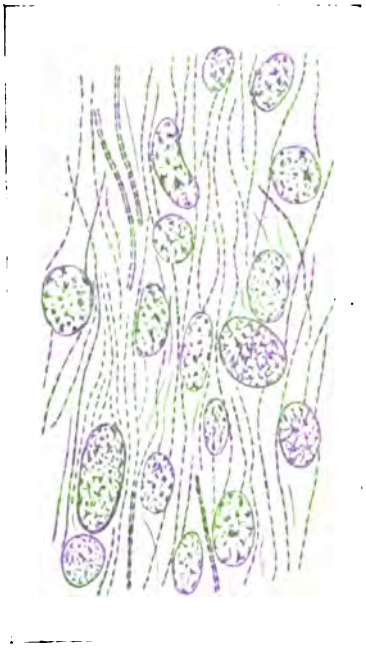


fig. 30. — Lapin de 10 millimètres. Portion du myocarde où les éléments musculaires sont entièrement fusionnés. — D'après Godlewski (1902).

Les fibrilles sont striées.

(Fixation par le mélange de Carnoy-van Gehuchten. Coloration par l'hématoxyline ferrique et l'éosine).

Stade des fibrilles striées en travers.

Enfin, lorsque les myoblastes se sont déjà fondus en une seule masse, le développement de fibrilles nouvelles continue à se poursuivre. Il apparaît dès lors clairement que ces fibrilles, devenues de calibre très différent, marchent entre les noyaux d'une façon tout à fait indépendante des territoires cellulaires originels (*fig. 30*). Elles le font sans

accuser la moindre trace d'interruption sur leur parcours, qui devient de plus en plus étendu. A une période plus avancée, alors que déjà la distinction entre les disques épais et les bandes claires peut être nettement faite, cette continuité des fibrilles peut être suivie à de grandes distances (Godlewski, 1901). L'auteur s'est, par suite, rangé à l'opinion de Hoyer (1899); et il admet, lui aussi, la continuité des éléments fibrillaires de la substance contractile tout le long des fibres myocardiques.

Ordonnance des fibrilles contractiles.

Voici maintenant comment, d'après les observations de Godlewski, les fibrilles contractiles s'ordonnent les unes par rapport aux autres, progressivement, dans le myocarde embryonnaire, au fur et à mesure que celui-ci passe à la phase *fœtale* : c'est-à-dire à celle où les fibres myocardiques rameuses seront individualisées en tant que fibres proprement dites. A l'origine, les fibrilles se projettent dans des directions variées. Quand les cellules musculoformatives se sont fusionnées en un syncytium, ces fibrilles commencent à marcher de conserve droit, par bandes parallèles entre les noyaux, au niveau desquels elles décrivent des courbes d'évitement. Elles se croisent souvent entre elles en formant une espèce de treillis et de grillage au sein de la masse protoplasmique continue.

Multiplication des fibrilles striées.

En même temps elles se multiplient. Cette multiplication se fait, comme l'a soutenu M. Heidenhain, par fente longitudinale. Au stade syncytial, alors qu'il existe un grand nombre de fibrilles de calibre très différent, si l'on suit les plus épaisses, on les voit se bifurquer par écart en Y, ce qui montre que la fibrille mère est d'ores et déjà subdivisible en deux fibrilles étroitement accolées. De ces refends successifs des éléments longitudinaux de la substance contractile, il résulte souvent que les fibrilles formées par dédoublement, au lieu de s'écarter, restent parallèles et jointives entre elles sur leur parcours. Telle est l'origine des faisceaux fibrillaires (colonnettes de Kœlliker).

Ultérieurement, ce groupe de fibrilles et leur réunion en faisceaux ou colonnettes au sein de la masse protoplasmique, devient extrêmement caractéristique et met en évidence la loi générale suivant laquelle il s'opère. Entre les sortes de feuillets de substance contractile affectant une direction sensiblement la même, on voit (embryon de Lapin de quatorze à quinze jours) les noyaux intermédiaires à ces feuillets s'ordonner en séries. A distance des files de noyaux, les feuillets fibrillaires s'étalent concentriquement, pour former une écorce ou « manteau fibrillaire périphérique ». Ce manteau, où les faisceaux fibrillaires sont disposés, parallèlement les uns aux autres, en série enveloppante

Manteau contractile périphérique.

sur une seule rangée, en devenant continu, circonscrit naturellement un cylindre central de protoplasma semé de noyaux (*fig. 31*). C'est la fibre myocardique individualisée, réduite à ce que GODLEWSKI appelle un « tuyau fibrillaire ». C'est un cylindre rameux de protoplasma semé de noyaux, sur la marge duquel règne, tout du long, en se poursuivant sur tous les branchements, une écorce fibrillaire et d'abord unistratifiée de substance contractile. En coupe transversale, cette fibre embryonnaire apparaît donc comme un cercle dont le centre est occupé par le protoplasma semé de noyaux (et qui montre un noyau ou non suivant que la coupe a passé ou non par l'un d'eux). A la périphérie, apparaît la coupe de chacun des faisceaux fibrillaires, affectant l'ordonnance et l'apparence d'une rangée marginale de perles.

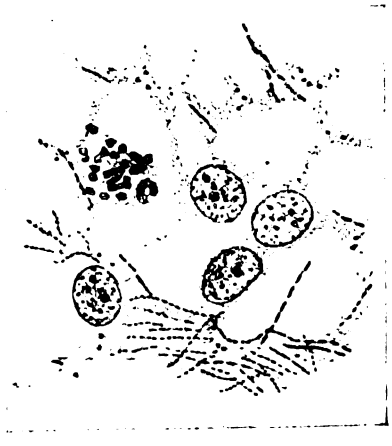


fig. 31. — Coupe de la paroi compacte du ventricule gauche de l'embryon du Mouton de 9 millimètres. — D'après MARCEAU (1903-*b*).

Le sarcoplasma forme un réseau à larges mailles renfermant des noyaux ovalaires volumineux dont un est en mitose. On voit les fibrilles encore peu nombreuses a divers états de développement. Les unes sont parallèles au plan de la coupe; les autres lui sont perpendiculaires et se présentent sous forme de *points*, lesquels sont très espacés. Les limites des fibres embryonnaires sont encore mal indiquées, [c'est-à-dire indistinctes].

(Fixation au liquide de Zenker. Coloration à l'hématoxyline ferrique).

Quelque temps après (embryon de Lapin de dix-sept jours), le nombre des éléments fibrillaires augmente rapidement. Les faisceaux fibrillaires de nouvelle venue prennent dès lors place au-dedans de la ligne de l'écorce marginale, pour bientôt former une nouvelle assise concentrique (*fig. 32*). Ainsi de suite : les fibrilles filles nouvellement nées prenant, au fur et à mesure, une position plus voisine du centre au sein du protoplasma. De cette façon, les séries de noyaux arrivent à être entourées de deux, trois feuillets fibrillaires enveloppants ou d'un plus grand nombre, disposés concentriquement. La fibre myocardique prend dès lors sa disposition essentielle : celle d'un cylindre de protoplasma renfermant des noyaux et circonscrit par une écorce contractile formée de faisceaux fibrillaires, parallèles entre eux et disposés sur

une ou plusieurs rangées concentriques. Ceci variablement, suivant que, chez les divers Vertébrés (*fig.33*), le processus évolutif s'est arrêté plus ou moins vite pour faire place à un état définitif.

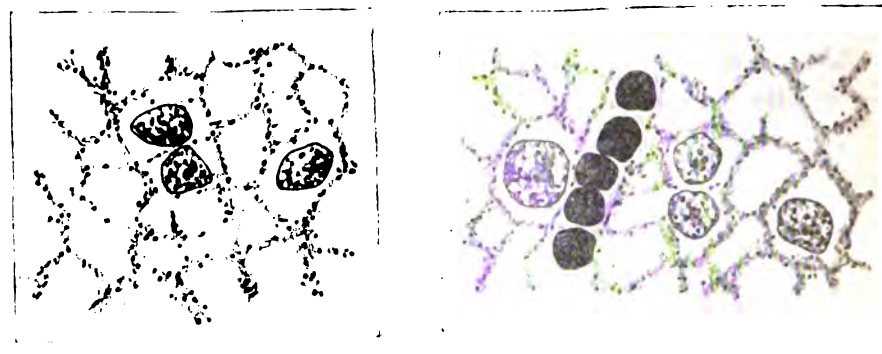


fig. 32. — Coupe de la paroi compacte du ventricule gauche de deux embryons de Mouton d'âge différent. — D'après MARCEAU (1903-*b*).

A la gauche du lecteur. — Embryon de 20 millimètres. Les formations fibrillaires se rangent de façon à délimiter des loges prismatiques à l'intérieur desquelles sont placés des noyaux musculaires volumineux. Ces loges constituent les fibres cardiaques embryonnaires, reliées les unes aux autres inseparablement par leurs minces écorces fibrillaires mitoyennes.

A la droite du lecteur. — Embryon de 80 millimètres. Les écorces fibrillaires mitoyennes sont un peu plus marquées. Les capillaires sont déjà assez nombreux L'un d'eux a été représenté avec les globules rouges, colorés en noir, qu'il contient.

(Fixation au liquide de Zenker. Coloration à l'hématoxyline ferrique).

Différenciation du sarcoplasme puis de l'*exosarcoplasme*.

Dès que l'esquisse de la fibre myocardique a été dessinée par la clôture du feuillet contractile continu et marginal qui désormais formera sa limite et l'individualisera, le protoplasma marginal devient clair, tenace, solide, noyant comme dans un ciment de substance vivante le dispositif fibrillaire et assurant ainsi sa continuité. GODLEWSKI signale ce mouvement sommairement (embryon de Lapin de dix-sept jours). Il répond à la différenciation, entre les fibrilles et entre les faisceaux fibrillaires, de ce que nous avons désigné sous le nom de *sarcoplasme* : c'est-à-dire le protoplasma spécial à la substance contractile et dont la simple densification pelliculaire à l'extrême surface de celle-ci constituera l'*exosarcoplasme*, qui fournit à la fibre myocardique son seul élément de limitation périphérique, mais nullement un sarcolemme vrai.

Signification cytologique et morphologique des fibrilles.

Nous avons cru utile d'ajouter à la description de GODLEWSKI, qui certainement est la meilleure de toutes celles qu'on a faites du développement des fibres myocardiques, les quelques détails qui la préci-

sent davantage et expliquent certains faits. Quant à la signification cytologique et morphologique exacte des fibrilles en soi, nous serons très brefs, puisque nous n'entendons pas aborder cette question dans son sens général. Cependant faut-il dire que, pour GODLEWSKI, la « fibrille élémentaire », telle que l'entend par exemple APATHY, naît de la réunion des granulations plasmatiques. Tel est en effet le premier élément qui s'oriente dans la direction axiale des fibres futures et qui soit saisissable au microscope. De fait, il l'est réellement

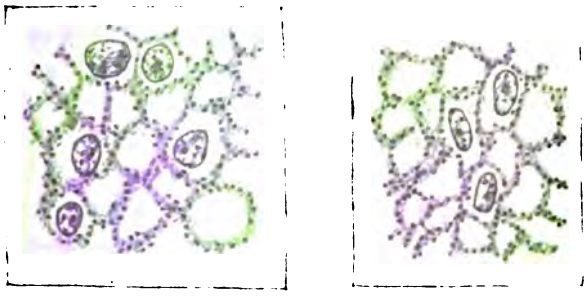


fig. 33. — **Coupe de la portion compacte du ventricule gauche de deux embryons de Mouton d'âge différent. — D'après MARCEAU (1903 - *b*).**

A la gauche du lecteur **: Embryon de 250 millimètres. L'aire de section des fibres a diminué ; leurs écorces mitoyennes ont encore augmenté d'épaisseur.**
A la droite du lecteur **: — Embryon de 300 millimètres, montrant un stade plus accusé du même mouvement d'epaississement des écorces contractiles des fibres et de diminution de l'aire de section de chacune d'elles.**

(Fixation au liquide de Zenker. Coloration l'hématoxiline ferrique.

comme on vient de le voir. Mais il en va tout autrement de ce qu'on a appelé les « fibrilles moléculaires » *(Molekularfibrillen)*. Celles-ci sont, à proprement parler, des formations absolument idéales, qui peuvent être sans doute considérées comme formées par des files de ces molécules spéciales qu'ENGELMANN appelle « inotagmes », donc par des « séries d'inotagmes » (*Inotagmenreihen*). Mais jusqu'ici l'on n'a pu saisir par aucune méthode histologique ni ces inogtames, ni les séries ou « fibrilles moléculaires » qu'ils pourraient former au sein du protoplasma. Nous n'insisterons donc pas davantage ici sur ce sujet.

La fibrille considérée comme édification protoplasmique.

Tout ce qu'on peut conclure, c'est que la substance propre des fibrilles, qui est comme nous l'avons vu, une fois formée, indépendante du protoplasma et capable pendant un certain temps de continuer à vivre et à se contracter sans lui (MERKEL), n'est certainement

pas un simple produit de l'activité sécrétoire du protoplasma. C'est là à notre sens une *édification protoplasmique*. Soit que le protoplasma, doué dès le début de la propriété de se contracter rythmiquement et sous un mode brusque alors qu'il n'a éprouvé aucune espèce de différenciation (Eckhard), choisisse, ordonne en série, achève de différencier, par des actions de ségrégation, des molécules spéciales (*kinoplasma*, Prenant) auxquelles il devait sa contractilité, pour en faire des fibrilles, capables elles-mêmes de se multiplier sous son influence directrice et nourricière continuée ; ou bien soit qu'il s'agisse de tout autre mécanisme encore inconnu : la fibrille prend naissance dans le protoplasma, est bâtie par l'activité du protoplasma, continue à vivre et à s'entretenir par le protoplasma. Tout le temps que la formation de la substance contractile se poursuit, ce qui reste du protoplasma actif renferme des matériaux pour son accroissement et son entretien. Telle la substance glycogène (Ranvier, 1880) dont le cylindre protoplasmique est diffusément imprégné dans les fibres musculaires striées embryonnaires de tous les ordres; telle l'hémoglobine du suc musculaire (Kuehne), etc. Voilà tout ce que nous pouvons dire ici.

Marceau (1902-*b*), dont les recherches ont immédiatement suivi celles de Godlewski, ne dit pas beaucoup plus en concluant qu'il considère, avec Prenant (1899), « les fibrilles striées comme représentant, dans la cellule musculaire, le kinoplasma spécialisé et propre à cette espèce cellulaire ». En dehors de là, il a vérifié les faits indiqués par Godlewski ; mais il spécifie que le filament plasmatique, éosinophile (c'est-à-dire, ajouterons-nous, formé de cette substance qui demeurera isotrope) apparaît le premier, et non pas après la disposition des granulations en files. Les granulations apparaîtraient en second lieu. Marceau a suivi ce processus à l'extrémité des fibrilles, là où elles se trouvent en croissance continue, c'est-à-dire au voisinage de leurs insertions. Les granulations hématéiphiles représentent pour lui l'origine des disques épais. Elles se dédoublent pour multiplier ces derniers. Les disques minces, pièces de charpente, apparaissent plus tard dans l'intervalle des disques épais issus de ce processus et qu'il a vus se succéder en série sans disques intermédiaires d'Amici à l'extrémité des jeunes fibres cardiaques, tout comme, dit-il, dans le cœur de l'Escargot et celui des Salpes. Les fibrilles croîtraient donc en épaisseur et se dédoubleraient pour former les faisceaux fibrillaires. Elles croîtraient par leurs extrémités libres afin d'étendre en longueur les fibres myocardiques.

Apparition des disques minces.

§ 2. — Croissance et hyperplasie des fibres myocardiques

Individualisation des fibres cardiaques par délamellation des feuillets mitoyens.

De la description précédente, il résulte que c'est de la manière de s'ordonner circulairement autour de certaines files de noyaux, affectée par la substance contractile, que résulte l'individualisation des fibres myocardiques. C'est dire encore que ces dernières, délimitées par des feuillets contractiles enveloppants, ont sur leurs points de tangence entre elles initialement des parties de ces mêmes feuillets qui leur sont communes. Ce n'est que secondairement que, par délamellation de chacun de ces feuillets, si analogues à ceux séparant les cellules de Purkinje à l'intérieur des travées, les fibres myocardiques se séparent et emportent chacune avec elle son écorce. Il n'en est ainsi ni chez les fœtus des Mammifères, ni dans le myocarde des Vertébrés les plus inférieurs qui ont achevé leur développement sur un type fœtal. Et à ce point de vue, les travées et les trabécules de l'assise interne, ou spongieuse, du myocarde de la Grenouille, par exemple, conservent indéfiniment — semble-t-il bien — chacune la constitution d'une travée de Purkinje sauf que leurs fibres sont polynucléées et très allongées, au lieu de représenter une série de grains consécutifs renflés dans les interlignes desquels prennent place des feuillets musculaires communs.

Nous avons montré plus haut que la paroi profonde et jointive aux parois correspondantes des cellules de Purkinje au sein des travées, est striée et répond à un feuillet cortical et longitudinal continu tout du long de cette travée. Ceci semble répondre à un arrêt partiel du développement du feuillet cellulaire de substance contractile, qui ne devient jamais enveloppant des parties superficielles des filaments de Purkinje. v. Ebner (*Kœlliker's Handbuch*, 1902) met en évidence un fait analogue et tout à fait superposable de croissance de la substance contractile des fibres myocardiques, quand il dit que, chez un embryon de Poulet au troisième jour de l'incubation, dont le cœur battait déjà, il a constaté que le myocarde, soudé au péricarde viscéral mais non encore uni au canal endothélial, est réduit à une seule assise cellulaire formée d'éléments allongés, effilés à leurs extrémités ou rameux. Sur le côté interne *seul* de cette couche de cellules, il existe de petites colonnettes musculaires qui s'étendent, probablement sans interruption, sur une série de territoires cellulaires. Ainsi donc, comme l'avait avancé Bernays, la substance contractile, aussi bien dans les cellules myocardiques et musculaires ordinaires que dans les plaques musculaires dorsales (muscles lamellaires), n'existe primitivement que

d'un seul côté. C'est là un fait de croissance important et tendant à faire admettre que la loi de la formation des fibres est telle dans une masse musculoformative qu'il apparaisse d'abord des *feuillets mitoyens*, formant d'abord des surfaces contractiles ; puis, qu'aux dépens d'un mouvement de croissance de ceux-ci, s'établissent des *feuillets enveloppants*, déterminant ensuite la formation soit de *cylindres musculaires*, soit, comme il arrive dans les fibres de Purkinje, celle de *sacs musculaires* distincts au sein de la masse, bien que demeurant solidaires entre eux par la continuité ininterrompue de la substance contractile.

Origine de la région spongieuse du myocarde.

von Ebner (1902) a fait remarquer également que de très bonne heure, on voit les travées cellulaires, — c'est-à-dire les groupes myocardiques issus du mouvement précédent, — s'élever et prendre relief dans l'espace compris entre le feuillet myocardique et le tube endothélial ou endocardique. Ces travées sont la conséquence de la croissance inégale du feuillet myocardique primitif. Elles deviennent bientôt très nombreuses. Du même pas, le feuillet endocardique tend de plus en plus à s'appliquer étroitement sur ces reliefs trabéculaires de la surface interne du myocarde. Il en résulte que bientôt la surface interne des cavités cardiaques est doublée d'une formation musculaire spongieuse; tandis que, pariétalement, sous le feuillet péricardique, le myocarde reste à l'état de feuillet compact. Dans les lacunes du tissu spongieux, tapissées par l'endocarde qui en suit les dépressions et les reliefs, partout on trouve du sang. Bientôt aussi, ajoute v. Ebner, on peut reconnaître autour des fibres musculaires une écorce continue et unistratifiée de substance contractile. Langerhans (1873) avait constaté déjà (fœtus humain du deuxième au troisième mois) que cette écorce, avant d'être entièrement continue et enveloppante, dessine parfois, sur tout un côté de la fibre, une couche discontinue comparable à une sorte de grillage à fils parallèles.

Mitoses des noyaux musculaires.

Tant dans ce mouvement de croissance tardif que dans celui qui amène les cellules, rameuses et anastomotiques entre elles, du myocarde primitif, à l'état de syncytium, puis ensuite pendant tout le stade syncytial et au delà de lui dans les jeunes fibres myocardiques, il s'opère une multiplication continue des noyaux cellulaires. Pendant toute la phase embryonnaire, elle se fait par mitose. Après la naissance, on peut encore observer des divisions indirectes.

Nous avons déjà parlé, à ce point de vue, des recherches de Hoyer et de Solger, auxquelles il faut joindre aussi celles de Tangl (1889). Mac Callum (1900) localise surtout les mitoses sous l'endocarde, et ce fait vient pour lui à l'appui de sa conception particulière, très

simple, mais aussi périlleusement schématique, de la morphologie du myocarde. Il a étudié, par des procédés de dissection, l'architecture des ventricules chez l'embryon de Porc de 140 à 200 millimètres de long. Par un déroulement des plans de fibres musculaires, qui, selon ses recherches, sont au nombre de trois, il arrive à admettre que ces trois plans superposés s'enroulent en S dont les deux concavités opposites représentent chacune un des deux ventricules. Chaque chef de chaque plan répond pour lui à la terminaison du plan en un muscle papillaire tenseur valvulaire. Le corps de l'S répond à la cloison interventriculaire. Chaque ruban s'accroissant par ses extrémités, on s'expliquerait de la sorte que le foyer des mitoses résidât principalement sous l'endocarde. Telle serait aussi, pour Mac Callum, la raison de la situation sous-endocardique du réseau de Purkinje, qu'il considère comme formé purement et simplement de fibres cardiaques encore embryonnaires.

Godlewski (1902) a, en tout cas, constaté que la division par mitose se rencontre très fréquemment dans les tout premiers stades de l'histogénèse du myocarde. Il a vu et figuré en ce cas des centrosomes très nets aux extrémités du fuseau, avec leurs asters (voy. fig. 28 – *b*). Si les cellules. bien qu'anastomosées par leurs prolongements, sont encore distinctes, la division du noyau est souvent suivie de celle du corps cellulaire. Quand cette division ne s'opère pas, le corps cellulaire, simplement agrandi, renferme en fin de compte deux ou plusieurs noyaux. Au moment où la mitose s'opère, le protoplasma qui entoure le noyau prend toujours une apparence grossièrement granuleuse. Même lorsque le syncytium s'est formé et que les noyaux sont déjà inclus dans une masse de protoplasma qui paraît continue, cette apparence granuleuse continue à se produire pendant la division indirecte. Pour Godlewski, elle occupe le territoire protoplasmique appartenant au noyau, — donc un territoire cellulaire, — et délimite histologiquement celui-ci.

Après le stade de diaster (double couronne polaire), ce territoire protoplasmique se divise en deux parties qui sont encore réunies par des corpuscules granuleux intermédiaires. Ce n'est que lorsque les noyaux fils se sont entourés d'une membrane nucléaire que ces granulations disparaissent peu à peu. Ensuite les noyaux néoformés apparaissent derechef plongés dans une masse protoplasmique au sein de laquelle rien n'indique les limites de leurs territoires cellulaires respectifs. Cette observation de Godlewski nous paraît avoir une réelle importance. Elle conduit à penser que, bien que les plus récentes

recherches aient montré que les fibres myocardiques ne sont pas subdivisibles en cellules distinctes telles qu'on les concevait d'après les données de Weismann, Eberth, Ranvier, etc., elles n'ont pas pour cela cessé d'être formées de territoires cellulaires individualisés par leurs noyaux, et dont les limites, pour ne pas être histologiquement saisissables, n'en existent pas moins au point de vue histophysiologique.

v. Ebner (1902) fait remarquer que les mitoses qu'on observe après la naissance aboutissent à la division transversale des noyaux, qui se superposent donc dans le sens de marche de la fibre myocardique : ce qui, dit-il, permet de comprendre l'allongement des fibres dans la direction axiale. Quant à des mitoses aboutissant à la formation de noyaux juxtaposés suivant le travers de ces mêmes fibres, il n'en aurait vu aucune. La formation des refends longitudinaux, dont les fibres myocardiques accusent à tous les stades de leur évolution si fréquemment l'existence, ne saurait donc s'expliquer pour lui par de telles mitoses. Aussi, le processus de dédoublement des fibres myocardiques demeure pour v. Ebner entouré d'une grande obscurité, tout aussi bien que celui de la pénétration du tissu conjonctif et des vaisseaux dans l'écart de ces mêmes dédoublements lorsque ceux-ci se produisent à des stades plus avancés. On trouverait alors certaines figures amitosiques qui, en plaçant sur le travers d'une fibre deux noyaux à côté et non pas au-dessus l'un de l'autre, pourraient en réalité répondre à un refend ultérieur de la fibre, et conséquemment à un dédoublement de celle-ci suivant sa longueur.

Caractères spéciaux des mitoses.

Marceau (1903-*b*), qui a constaté exclusivement le mode de multiplication par mitose au cours du développement embryonnaire du myocarde, fait remarquer que cette mitose, d'après les différentes phases qu'il a pu observer, apparaît un peu simplifiée. « En effet, les granulations chromatiques volumineuses et fortement colorées en noir (laque ferrique) se placent à la suite les unes des autres, formant ainsi une sorte de chapelet festonné à gros grains. Celui-ci se divise alors en tronçons assez volumineux (voy. fig. 31) ayant grossièrement la forme d'anses, et qui se séparent ensuite les unes des autres d'une façon un peu irrégulière, pour aller se réunir en deux groupes voisins. » Il n'a pu observer ni division longitudinale des anses, ni — à l'inverse de Godlewski,— de filaments achromatiques ou même de plaque équatoriale nette.

Amitoses.

La multiplication active des noyaux par mitose, pendant la vie embryonnaire tout entière et aussi un peu au delà, fait place ultérieurement à leur multiplication nette et, semble-t-il, désormais exclusive par

le mode amitosique. Peu après la naissance, chez les jeunes animaux, on n'observe plus que des divisions directes.

Évidemment, la multiplication des noyaux est un élément important de la croissance des fibres. Ce phénomène impose même à lui seul cette notion qu'elles s'accroissent en longueur. Il faut maintenant dire un mot de la *croissance de la substance contractile* de ces mêmes fibres.

Croissance de la substance contractile.

Cette question, liée a celle de la croissance des fibres cardiaques dans leur entier, a suscité une série de recherches intéressantes, en particulier celles de Minervini (1898). Il a tout d'abord signalé ce fait intéressant que, chez le fœtus humain (4 mois 1/2), les fibres cardiaques présentent une striation transversale pâle et délicate, mais aisément reconnaissable, tandis que la longitudinale n'est pour ainsi dire pas encore évidente (avec les méthodes employées par lui) (1). En second lieu, il a vu que dans leur protoplasma, s'est déjà différenciée une substance biréfringente qui, disposée à la périphérie, forme presque une zone corticale en figure de tube continu. Ce sont là des dispositions qu'on retrouve dans le feuillet cortical longitudinal des cellules de Purkinje comme nous l'avons indiqué plus haut. Il est incontestable que cet empâtement des fibrilles dans le sarcoplasme cortical à peu près de même réfringence et de mêmes qualités optiques qu'elles mêmes, répond au stade initial de l'écorce contractile qui vient de se former. Dans cette écorce, les fibrilles et faisceaux fibrillaires étaient bien déjà individualisés, comme le montrent incontestablement les préparations colorées par l'hématoxyline ferrique ; mais elles y sont, d'autre part, noyées dans une pellicule sarcoplasmique tenace. Ce n'est que plus tard, et au fur et à mesure que les éléments longitudinaux de la substance contractile vont augmenter de nombre, et prendre place concentriquement à sa pellicule corticale primitive au sein du sarcoplasma circonscrit par celle-ci, que leur individualité, et aussi leurs limites longitudinales deviendront plus évidentes.

Croissance diamétrale des fibres cardiaques.

Minervini a fait voir que, du même pas que s'accroît la substance contractile, on voit aussi le diamètre des fibres cardiaques fœtales augmenter. A quatre mois et demi, chez le fœtus humain, elles mesurent par leur travers de 7 μ à 8 μ. Chez le nouveau-né et ensuite

(1) Minervini a examine un grand nombres de myocardes appartenant à des espèces différentes (Homme, Singe, Chien, Chat, Lapin, Cobaye, Écureuil, Hérisson, Cheval, Bœuf, Brebis, Moineau, Hirondelle, Canard, Coq, Grenouille, Triton, Couleuvre, Tortue et quelques poissons du genre Squale). Il s'est servi de fixateurs rapides, tels que le mélange Osmio-chromo-acétique de Flemming, l'Alcool absolu, le Bichromate de potasse à concentration plutôt élevée. Comme colorant il a surtout employé le carmin boracique (coloration prolongée); puis le carmin, l'hématoxyline, la safranine, le violet de gentiane, la thionine, l'écarlate.

dans les premières années de la vie, ces mêmes fibres grandissent progressivement. Elles mesurent par leur travers, à la naissance, de 8 μ à 9 μ et, peu après, de 10 μ à 15 μ. En même temps, la différenciation entre le protoplasma axial et le sarcoplasma cortical devient tranchée, et la striation longitudinale de la substance contractile corticale s'accuse de plus en plus et enfin devient nette ; on voit apparaître manifestement au sein de cette dernière de véritables colonnettes musculaires (ou faisceaux fibrillaires). Comme on peut bien l'observer sur les coupes transversales de fibres, ces colonnettes sont, dès le principe, au nombre de huit à douze, encore réunies entre elles par un limbe grêle de substance corticale. Elles ressemblent ainsi aux grains d'un collier. Tout ceci est très intéressant ; cela montre quelle est l'évolution du feuillet cortical, et comment se dégagent, au sein de ce dernier, les individualités contractiles répondant à des groupements fibrillaires.

Individualisation des faisceaux fibrillaires.

Ensuite, les faisceaux fibrillaires se multiplient, s'isolent complètement les uns des autres et forment des rangées concentriques dans la portion marginale de la fibre myocardique. Leurs groupes prennent, sur la section transversale, la figure de prismes à sommet tronqué tourné vers le centre, disposés comme les pierres d'une voûte. Chez le nouveau-né et dans les premières années de la vie, toutes les fibres cardiaques présentent ce même type. Il n'existe, à cette époque, aucune différence entre les fibres des ventricules et celles des oreillettes. Celles-ci seules demeurent embryonnaires.

v. Ebner (1902) décrit un mouvement analogue ; mais, pour arriver à quelque précision au sujet de la croissance de la substance contractile, il était indispensable de la poursuivre pas à pas systématiquement et sur un seul et même animal, en même temps que la croissance générale des fibres et la fonction de celles-ci. C'est ce qu'a fait Marceau (1903-*c*) pour les fibres cardiaques du Mouton.

Évolution de la substance contractile chez l'embryon du Mouton.

Il voit tout d'abord que les fibres, au début mal limitées, deviennent rapidement reconnaissables, mais restent longtemps intimement fusionnées par leur écorce de fibrilles dont l'épaisseur augmente de plus en plus. Chez le fœtus long de 450 millimètres, les écorces communes de fibrilles (mitoyennes), se sont déjà délaminées et forment à chaque fibre une enveloppe marginale spéciale comprenant une ou deux assises de faisceaux fibrillaires.

Au voisinage du terme (longueur : 550 millim.), la structure des fibres cardiaques s'est sensiblement rapprochée de l'état définitif. Elles ont chacune une écorce formée d'une, deux ou parfois même trois assises de fibrilles. Au moment du terme exact, ces fibres ont

une surface de section égale environ au quart de celles de l'adulte et, en outre, les intervalles qui les séparent sont plus réduits. Arrivées à l'état adulte, ces fibres ayant quadruplé leur surface de section et s'étant encore éloignées les unes des autres, leur ensemble occupe, — sur une section générale transversale — environ une surface quatre fois plus considérable.

« Il en résulte que les surfaces de section des parois ventriculaires du fœtus à terme et de l'adulte, pratiquées à des niveaux correspondants, doivent être dans le rapport de un à quatre, ce qui est à peu près confirmé par l'observation. » En même temps, d'après MARCEAU, les fibres cardiaques du Mouton s'accroissent non seulement en diamètre, mais encore en longueur et à peu près dans la même proportion : puisque les différentes dimensions du cœur conservent sensiblement, après l'accroissement définitif, les mêmes rapports entre elles.

Il ajoute que, par suite, au moment de la naissance, le nombre définitif des fibres myocardiques est à peu près atteint. Ces fibres ne font guère ensuite que grossir en même temps que leur écorce contractile s'épaissit progressivement. Elle le fait en empiétant sur le cylindre de protoplasma primitif qui finit par disparaître presque entièrement, sauf autour des noyaux où le protoplasma conserve encore quelque importance.

Épaississement de l'écorce contractile.

MARCEAU, pour résumer ce mouvement, donne le tableau suivant, qui permet de suivre les modifications des fibres myocardiques du Mouton au cours de leur développement.

LONGUEUR DE L'EMBRYON DE MOUTON EN MILLIMÈTRES	DIMENSIONS DES FIBRES		DIMENSIONS DES NOYAUX EN MICRONS (μ)		DISTANCE MOYENNE EN MICRONS ENTRE DEUX NOYAUX CONSÉCUTIFS
	Diamètre moyen en microns (μ)	Surface de section moyenne en microns carrés (μ)	Diamètre	Longueur	
9.	Fibres irrégulières dimensions difficiles à déterminer		6,5	10	28
20	12	90	6,5	10	32
80.	8	45	6	9	25
250.	7	40	5,5	8,50	41
300.	5	20	5	8	32
450.	6	26	4,5	10	37
550 (naissance). . .	6,50	30	4,5	11	31
(Mouton adulte). . .	15	120	4	153	100

On voit bien par ce tableau que, de la naissance à l'état adulte, par exemple, c'est bien principalement à l'augment de la substance contractile qu'est dû le quadruplement de la surface de section de la fibre. En effet, le diamètre transversal des noyaux, qui mesure sensiblement celui du ventre du fuseau protoplasmique axial, n'a varié que de 4, 5 à 4, tandis que l'aire de section a quadruplé. Elle n'a pu en réalité le faire que de par la croissance de la substance contractile.

Quant au mécanisme de cette croissance, nous n'avons pas à revenir sur ce que nous avons dit à propos du développement. L'hypothèse de M. Heidenhain (rôle embryonnaire des bandes striées scalariformes) devant être rejetée; celle de Marceau (formation de nouveaux disques épais non aux dépens, mais au contact des bandes striées en deçà et au-delà de chacune d'elles) demeurant une hypothèse; celle de la croissance des faisceaux fibrillaires par leurs extrémités demeurant insuffisante : il faut dire avec v. Ebner (1902) qu'en réalité nous ignorons le mécanisme de la croissance des éléments fibrillaires *par leur continuité*. Nous savons seulement, et de façon aujourd'hui certaine, qu'ils augmentent de nombre en se dédoublant dans le sens longitudinal. Nous savons donc comment de nouveaux éléments de la substance contractile se multiplient en épaisseur par dédoublement et juxtaposition ; nous ignorons comment ils s'allongent dans le sens de marche des fibres myocardiques.

Allongement des fibrilles et groupes de fibrilles.

Quant au fait même de leur allongement, il paraît hors de conteste. Marceau fait remarquer avec raison que les noyaux des fibres cardiaques, pendant tout le cours du développement de l'embryon, conservent entre eux une distance sensiblement constante bien qu'ils se multiplient activement par mitose. Ceci suppose forcément que la fibre croît en longueur ; faute de quoi la distance entre les noyaux diminuerait au fur et à mesure que ceux-ci augmentent de nombre. Et si la fibre croît, il faut que l'écorce de substance contractile qui la circonscrit comme un tube s'accroisse ou s'allonge du même pas; car les traits transversaux de la striation gardent sensiblement leurs distances au cours de tout le développement embryonnaire. L'allongement des faisceaux fibrillaires est donc forcément assuré par une croissance de ceux-ci tant par leurs extrémités (Marceau) que par leur continuité (M. Heidenhain).

Croissance en épaisseur des diverses formations musculaires du cœur.

La *croissance en épaisseur* des diverses formations musculaires entrant dans la constitution du myocarde constitue un autre problème également difficile à résoudre. Il est clair qu'à l'origine la portion

spongieuse du cœur, dans les ventricules par exemple, forma la presque totalité de la paroi; tandis qu'à la fin du développement c'est l'assise compacte sous péricardique, primitivement très mince, qui a pris le pas et devient une musculature de tout point prépondérante sur le système spongieux des travées et des trabécules sous-endocardiques. Il y a donc là un fait de *développpement inégal* qui appelle une explication. Mais il faut également avouer qu'il l'attend encore. Toutefois, il résulte de l'examen du tableau établi par Marceau et reproduit ci-dessus, un fait qu'il considère à bon droit comme capital : c'est que la surface de section des fibres myocardiques, ainsi que le nombre et le volume de leurs noyaux *diminuent* notablement et progressivement pendant tout le cours du développement de l'embryon — de sorte que l'augmentation en épaisseur du myocarde ne peut s'effectuer que par des divisions et des subdivisions *par refend* réitérées des fibres préexistantes, précédées d'un accroissement en épaisseur de celles-ci.

Développement inégal.

Subdivision des fibres cardiaques par refend.

C'est la question même posée par v. Ebner à propos des fentes plus ou moins complètes qu'on observe sur un grand nombre de fibres myocardiques même adultes, fentes qui filent toujours longitudinalement sur un parcours plus ou moins étendu, à la surface des fibres et qui sont occupées par la figuration qualifiée par M. Heidenhain de « sarcolemme intermédiaire ». Nous reviendrons encore, un peu plus loin, sur la signification de cette dernière formation, en traitant du tissu conjonctif du myocarde. Il est, en effet, très probable qu'elle répond à un mouvement de refend des fibres myocardiques résultant de pénétrations des lames fibrillaires à l'intérieur du cylindre protoplasmique axial sous forme de feuillets cloisonnants. On observe, en effet, chez les jeunes embryons, certaines fibres incomplètement cloisonnées par des lames de sarcoplasma ne renfermant qu'un très petit nombre de fibrilles (Marceau). Et inversement, sur l'embryon humain de trois mois, nous avons pu voir nous-mêmes, sur une grande quantité de fibres myocardiques de grand diamètre, les feuillets fibrillaires incomplètement cloisonnants dont nous venons de parler. Le plus ordinairement, le feuillet de refend part d'un seul bord de la fibre ; il est rare d'observer deux feuillets pénétrants opposites marchant à la rencontre l'un de l'autre. Ces refends sont beaucoup plus fréquents dans les fibres myocardiques placées au voisinage de l'endocarde, et dont l'aire de section est considérable, que dans l'assise déjà compacte sous-péricardique où cette même section est de beaucoup plus petite. Il semblerait naturel de conclure que, sur ce dernier point, la com-

Fentes longitudinales des fibres cardiaques.

pacité de l'assise musculaire résulte de la multiplicité des subdivisions longitudinales de ses fibres musculaires. Celles-ci, après avoir subi le mouvement de refend, demeurent en outre encore longtemps étroitement jointives les unes aux autres.

Du reste, MARCEAU fait observer avec raison que cette multiplication des fibres par divisions répétées doit surtout se produire dans la région compacte du myocarde, puisque cette assise musculaire augmente de plus en plus en épaisseur au fur et à mesure que le système des travées sous-endocardiques se réduit davantage, ce qu'il fait progressivement. En outre, les fibres ont, dans cette dernière région, des écorces mitoyennes de fibrilles plus épaisses que dans les premières.

Comme on le voit, pendant toute la période de croissance, les fibres musculaires cardiaques sont l'objet d'une hyperplasie, portant tout d'abord sur la substance contractile, dont les éléments se multiplient peu à peu; et pouvant aussi aboutir au dédoublement des fibres par refends longitudinaux alors que la fibre, bien nourrie, abondamment pourvue de protoplasma central semé de noyaux actifs, arrive à l'état pour ainsi dire de maturité nécessitant son dédoublement sur un certain parcours. C'est la répétition pure et simple d'un mouvement qui a commencé dans les premiers stades du développement. Il nous semble tout naturel d'admettre qu'un tel mouvement se poursuit encore chez l'adulte; puisque chez lui nous trouvons un grand nombre de fibres myocardiques portant, à divers degrés d'avancement, les signes histologiques d'une subdivision longitudinale par refend encore incomplète. Cette observation nous porte à n'admettre qu'avec de fortes raiserves cette assertion de MARCEAU, — à savoir « qu'au moment de la naissance, le nombre des fibres cardiaques est à peu près atteint » et qu'elles ne font ensuite que grossir pendant le reste de l'existence (1).

Augmentation de volume des fibres cardiaques chez l'adulte.

Qu'elles grossissent chez l'adulte, le fait est certain et résulte nettement des observations de MINERVINI (1898). Elles le font surtout dans les ventricules, principalement le gauche; tandis que dans les oreillettes elles conservent une constitution embryonnaire, telle qu'elle existait encore dans tout le cœur chez le nouveau-né et pendant les premières années après la naissance. Chez l'Homme adulte, elles me-

(1) GOZO MORIZYA (1904), dans son travail tout à fait récent, n'a fait faire, semble-t-il, aucun pas a la question. En effet :

1° Il n'a pas pu déterminer de quelle manière les fibrilles s'accroissent.

2° Il n'a pu observer ni division longitudinale, ni ramifications nouvelles des fibres, ni neoformation a un stade avancé de la croissance.

3° L'accroissement des fibres se fait régulièrement dans toute la longueur, et non en des points limités.

surent en moyenne de 20 à 25 μ de diamètre transversal ; et outre les colonnettes périphériques qui sont en nombre plus grand que chez l'enfant (20 à 26) elles présentent un certain nombre de colonnettes internes, prenant place en dedans des marginales comme un second rang annulaire et concentrique au rang marginal. Dans certaines fibres on en compte quarante et même davantage, nombreuses souvent au point d'occuper tout l'espace libre entre les colonnettes périphériques et le noyau. Il est bien évident en ce cas que les éléments de la substance contractile se sont multipliés peu à peu au sein de la cellule polynucléée répondant à chaque fibre rameuse myocardique.

Telles sont les notions histologiques précises et certaines que nous possédons quant à l'hyperplasie progressive des fibres musculaires cardiaques. En ce qui regarde *l'hypertrophie* du myocarde, nous sommes, il faut le dire, infiniment moins avancés.

§ 3. — Hypertrophie du myocarde. — Involution. — Régénération des fibres myocardiques.

Obscurité du mécanisme intime de l'hypertrophie cardiaque.

On sait qu'un muscle augmente de volume par l'exercice; et que son fonctionnement, même exagéré mais pourvu qu'il n'aille pas jusqu'à l'épuisement et qu'il reste soutenu par une bonne nutrition, détermine cette hypertrophie du muscle. Ce qui est moins connu, c'est le mécanisme intime de l'hypertrophie. Et tandis qu'il est évident pour tout le monde, et démontrable par les mensurations et les pesées, que le cœur dont le travail est augmenté pendant un certain temps s'accroît en masse quant à son volume et à son poids; on ne sait pas encore s'il le fait par simple augmentation de la grosseur et de l'étendue de ses fibres musculaires — c'est-à-dire par hypertrophie individuelle de celles-ci ; ou bien s'il le fait en multipliant le nombre des fibres myocardiques préexistantes.

En effet, d'une part la constitution rétiforme du myocarde ne permettra probablement jamais de suivre d'une insertion à une autre, exactement non pas une fibre, mais un feuillet de fibres associées en un réseau particulier au milieu des autres : on ne saura donc pas si ce feuillet s'élonge lorsque le cœur est hypertrophié. D'autre part, il suffit d'avoir vu une bonne coupe du myocarde soit parallèle à la direction générale d'un plan de fibres, soit menée par son travers,

pour se rendre compte que de fibre à fibre en coupe transversale, et à distance très petite tout du long des fibres lorsqu'elles se présentent dans la direction de leur sens de marche, l'aire de section dans le premier cas, le diamètre transversal des fibres dans le second, subissent des variations considérables dans un cœur tout à fait sain. Aussi les mensurations accusent là, entre les *minima* et les *maxima*, des écarts très grands. Si bien que le *chiffre moyen*, qu'on obtient et qu'on produit, ne convient en réalité qu'à la minorité des fibres cardiaques.

Les recherches sont encore ici compliquées, et l'incertitude accrue, par ce fait, si fréquent en histologie pathologique, que les conditions essentielles qui ont déterminé la production de l'hypertrophie cardiaque dans un cas, ne sont pas du tout les mêmes dans d'autres cas où le cœur apparaît, en fin de compte, hypertrophié de la même façon. Et même dans le cas qu'on pourrait *a priori* considérer comme le plus simple, — celui de l'hypertrophie dite *athlétique*, développée par suite d'un entraînement consistant en des exercices physiques qui augmentent le travail du cœur, la façon dont chez les divers sujets prennent naissance, s'accumulent ou s'éliminent les substances toxiques issues du surmenage musculaire, n'est pas identique ni parfois même comparable. Les effets produits sur le myocarde ne le sont donc pas non plus.

Cela posé, voici quelques contributions apportées à la question par les auteurs qui, au lieu de se borner à des considérations vagues ou à des assertions dogmatiques, ont essayé de mettre en évidence des faits positifs :

Recherches expérimentales de Zielonko.

Zielonko (1874) se trouvait en présence de deux assertions contradictoires : — *a*) celle de Rindfleisch, qui admet que dans le cœur hypertrophié il y a *néoformation* de fibres musculaires ; — *b*) celle de Förster, acceptée par la plupart des anatomopathologistes, et qui admet que l'hypertrophie totale n'est que la somme des hypertrophies subies dans le myocarde par chaque fibre en particulier. Il chercha alors, sur le conseil de Virchow, à résoudre la question par la méthode expérimentale. Il eut recours à deux procédés : 1° irritation directe du cœur au moyen de corps étrangers enfoncés dans l'épaisseur du myocarde ; 2° irritation indirecte par un rétrécissement artificiel de l'aorte produit à diverses hauteurs sur le trajet de celle-ci. Il opéra, au milieu de difficultés expérimentales grandes, sur la Grenouille et le Lapin. Il put voir survivre pendant plusieurs mois un tiers des Grenouilles opérées. Zielonko donne d'abord un tableau indiquant les dimensions normales du cœur chez les Grenouilles et d'où il résulte, qu'en général,

pour chaque *centimètre* de croissance totale de l'animal en longueur, la longueur du cœur augmente d'*un demi-millimètre*. Si l'on compare à ce tableau un autre indiquant les dimensions du cœur chez les Grenouilles opérées, on reconnaît sur-le-champ qu'elles sont plus considérables qu'à l'état normal. Cela posé, et étant donné qu'ainsi il a bien réellement produit une hypertrophie cardiaque expérimentale, il dissocie le myocarde en ses fibres constitutives ou plutôt en segments par la potasse à 40 p. 100 et les mesure ensuite. Cet examen le conduit aux conclusions suivantes, non absolument justifiées, il faut le dire, par le texte même d'où il les tire :

Résultats incertains des recherches de Zielonko.

L'hypertrophie du cœur, chez les Grenouilles et dans les conditions expérimentales précitées, devrait être considérée comme due à une véritable augmentation de la masse musculaire. Cette augmentation est plus considérable chez les jeunes Grenouilles. Elle ne serait pas imputable à l'hypertrophie de toutes les cellules musculaires, mais bien : 1° à la croissance des plus jeunes cellules ; 2° à la multiplication des noyaux libres qui *peut-être* peuvent servir de point de départ à des néoformations de cellules musculaires. Mêmes résultats pour les Lapins opérés, mais moins nets à cause des difficultés opératoires.

A côté de ces résultats expérimentaux, Zielonko a soumis un grand nombre de cœurs à l'examen microscopique. Il s'est donné la peine non seulement d'indiquer les principales dimensions de l'organe dans diverses maladies du cœur, mais de mesurer le diamètre des cellules musculaires dans les principales régions du myocarde (milieu du ventricule gauche, muscles papillaires gauches, cône de l'artère pulmonaire, muscles papillaires du ventricule droit); et il a consigné les chiffres dans une série de tableaux. Mais c'est en vain qu'on cherche les résultats obtenus par un travail aussi considérable. Il n'en ressort guère que ces deux conclusions :

1° La diminution du volume du cœur dans l'atrophie de cet organe s'explique tout simplement par la *diminution du diamètre* des fibres musculaires isolées ;

2° La grandeur des éléments musculaires du myocarde dépend : *a*) de l'âge ; *b*) de la nutrition générale ; *c*) du processus inflammatoire. « Elle ne paraît pas dépendre de l'augmentation de travail qui est la conséquence du fait même de l'hypertrophie ».

Letulle constate le renforcement des éléments contractiles dans les fibres musculaires du myocarde hypertrophié.

Letulle (1879) a fait ses recherches sur des cœurs atteints d'hypertrophie secondaire. Il admet que celle-ci est constituée, du moins à

son début, par l'hypernutrition progressive des fibres cardiaques. Cette hypernutrition est d'abord irrégulière. Elle touche d'une manière inégale les différentes fibres suivant une loi qui échappe à l'auteur : car elle ne lui semble se rattacher ni à la circulation intracardiaque, ni aux groupements des faisceaux secondaires dans le myocarde. Les faisceaux primitifs hypertrophiés n'ont jamais paru à Letulle dépasser de 31 à 32 μ. Comme, d'autre part, Minervini évalue en moyenne le diamètre des fibres cardiaques des ventricules à 20 ou 25 μ, on voit que l'augmentation de grosseur des fibres est ici notable (1/6 environ). Cette augmentation porte d'autre part sur la substance contractile dont Letulle a aussi mesuré les éléments. « S'il est vrai, dit il, que les fibrilles primitives mesurent (Ch. Robin) 1 μ de diamètre sur les cœurs sains, nous croyons pouvoir affirmer que dans l'hypertrophie on n'y trouve aucune modification appréciable aux plus forts grossissements. » S'il en est ainsi, si, tandis que les fibres myocardiques augmentent de volume, les faisceaux fibrillaires de la substance contractile conservent le leur, il en faudrait conclure que l'hypertrophie a pour substratum essentiel le dédoublement des faisceaux fibrillaires et des cylindres primitifs qu'ils forment par leur réunion au sein des fibres musculaires ayant conservé leur individualité et simplement devenues plus volumineuses. Letulle n'a pas rencontré, du reste, de figures nucléaires permettant de supposer que les noyaux se multiplient dans le myocarde hypertrophié, mais bien des déformations du noyau, probablement en relation, pensons-nous, avec la dissociation segmentaire qui se prépare dès le stade d'hypertrophie. La multiplication des fibres cardiaques ne paraît donc nullement démontrée à l'auteur, tandis qu'en revanche le renforcement du dispositif contractile au sein des fibres hypertrophiées lui semble évident.

Goldenberg admet une multiplication des fibres cardiaques par des refends longitudinaux.

Goldenberg (1886) a constaté comme Letulle que, dans les hypertrophies compensatrices des lésions cardiaques, il se produit une augmentation du diamètre moyen des fibres myocardiques. La configuration spéciale des coupes transversales de nombreuses fibres indique cependant, si l'on se rapporte aux mensurations effectuées par Zielonko, que, très probablement, à l'intérieur des plus grosses fibres du cœur hypertrophié, il se fait, par places et par le mécanisme d'un refend longitudinal, des fibres musculaires de nouvelle venue issues d'un dédoublement des volumineuses fibres préexistantes. Les grosses fibres myocardiques en voie de dédoublement donnent, en section transversale, des images caractéristiques. Elles portent sur l'un de

leurs côtés une incisure étroite, et profonde plus ou moins, dont les lèvres sont déjà limitées exactement par une marge linéaire (répondant à la portion marginale enveloppante du sarcoplasma). Vues de face, ces incisures répondent à des sillons longitudinaux. D'autre part, la ligne sarcoplasmique limitant le refend se poursuit souvent, — mais dès lors très délicate et formée d'un seul feuillet, — par tout le travers de la fibre. Il est assez difficile de ne pas admettre (surtout après ce que nous avons vu à propos de la croissance des fibres et du dédoublement de ces dernières pendant celle-ci) qu'on n'a pas affaire ici à des branches musculaires en train de se subdiviser par refend. Aussi Goldenberg conclut-il, et, pensons-nous, avec une grande vraisemblance : 1° que l'hypertrophie du myocarde relève principalement d'une véritable hypertrophie individuelle des fibres ; 2° qu'à côté de cela, et autant du moins que les méthodes histologiques permettent de conclure, il se produit une multiplication par refend, du reste très limitée, des fibres rameuses myocardiques.

Grande vraisemblance de cette opinion.

Envisagée de cette façon, l'hypertrophie cardiaque d'ordre pathologique concorderait de tous points avec la croissance physiologique des éléments contractiles du myocarde. Dans celle-ci, en effet, comme l'ont vu séparément de Goldenberg les embryologistes qui se sont succédé, l'augmentation du volume des fibres cardiaques est le phénomène essentiel de l'augmentation du volume du cœur. La formation de nouvelles fibres par refend des anciennes vient au second plan. Il en va de même dans l'hypertrophie d'ordre pathologique.

Goldenberg fait enfin remarquer que si, fréquemment, on constate dans les myocardes hypertrophiés une hyperplasie concomitante du tissu conjonctif interstitiel, cette lésion ne prend une part, — et souvent importante, — à l'augmentation du volume total du myocarde que par la place qu'elle y tient entre les fibres myocardiques. Mais loin de favoriser le développement et la multiplication individuels de celles-ci, elle est au contraire souvent liée à l'étouffement et à la disparition d'un certain nombre de fibres musculaires. Goldenberg accompagne son mémoire, dont il est facile d'apprécier dès maintenant l'intérêt, de données numériques également intéressantes, résumées par le tableau suivant :

Diamètre transversal moyen des fibres cardiaques en millièmes de millimètre

	Muscles papillaires de la valvule mitrale	Paroi du ventricule gauche	Muscles papillaires de la valvule tricuspide	Paroi du ventricule droit
ADULTES NORMAUX	17.54	18.25	13.49	11.9
ENFANTS NORMAUX				
Fœtus	6.67		6.82	
Nouveau-né		5.66		5.54
id.	7.35	5.22		4.88
Enfant de 24 jours	6.16	5.23	6.04	4.85
Enfant de trois ans et demi	13.03	9.73	7.60	7.86
ADULTES				
Atrophie brune du cœur	14.94	10.84	12.42	8.93
Hypertrophie compensatrice des deux ventricules	18.79	17.65	17.81	11.72
Hypertrophie compensatrice du ventricule gauche	20 07	15.91	13.39	13.60

Recherches de TANGL.

TANGL (1889) prend pour point de départ une étude méthodique de la croissance physiologique du cœur chez le jeune Lapin (*voy. paragr. précédent*). Il constate que, tant que le cœur croît, les fibres musculaires augmentent progressivement de grosseur comme on peut en juger par l'observation sériaire de leurs sections transversales. Elles s'allongent également ; et bien que leur allongement suivant leur axe ne puisse être objectivement démontré, il l'est indirectement, puisque leur axe cellullaire est le siège de nombreuses mitoses suivies du rétablissement des distances moyennes entre les noyaux. Cette première série de recherches montre que le cœur s'accroît pendant la vie fœtale et après la naissance, grâce à l'augmentation de volume et aux divisions cellulaires des fibres myocardiques. Plus tard, l'accroissement du cœur ne se fera plus que par l'augmentation des dimensions individuelles des cellules musculaires.

Ces faits établis, TANGL provoque l'hypertrophie du cœur en déterminant, à l'aide d'une sonde introduite dans la carotide droite, une insuffisance aortique expérimentale. Il a opéré ainsi sur seize Lapins. La première conséquence est une dilatation du ventricule gauche

(Rosenbach). C'est à partir du dix-neuvième jour que débute l'hypertrophie, laquelle paraît indépendante de la façon (même insuffisante) dont on nourrit l'animal. Mais son degré est lié : 1° à la durée de l'insuffisance valvulaire; 2° à la grandeur de la lésion faite sur la valvule. En même temps, on observe une élongation des cordages tendineux de la mitrale et un amincissement de ses muscles papillaires. Quant aux modifications éprouvées par le myocarde, les tableaux dressés par Tangl démontrent nettement que plus le poids du cœur devient grand, plus le diamètre transversal des fibres myocardiques et par suite leur section deviennent considérables. Donc, dans la croissance physiologique et dans celle suscitée par des causes pathologiques, on voit la fibre myocardique s'élargir, en même temps qu'on constate l'augmentation du volume du cœur et celle de son poids absolu. La conclusion est que les deux se font par un mécanisme identique. Toutefois, comme Tangl n'a pu ici (de même d'ailleurs que tous les observateurs qui se sont succédé) mettre en évidence aucune mitose des noyaux des fibres cardiaques individuellement hypertrophiées, il conclut qu'il ne se produit pas de nouvelles cellules musculaires — c'est-à-dire de nouvelles fibres myocardiques. Il ne lui a pas été non plus possible de constater, dans les premiers stades du processus, une multiplication des éléments du tissu conjonctif intermusculaire. Il y aurait un grand intérêt scientifique à ce que ce dernier fait fût vérifié et nettement établi; car un certain nombre d'anatomopathologistes font encore systématiquement jouer à la myocardite interstitielle le rôle de lésion initiale, provocatrice du mouvement d'hypertrophie dont le myocarde est le siège au cours des maladies valvulaires.

Letulle (1897) n'ajoute rien à ses anciennes observations. Il spécifie seulement qu'à l'état normal, le diamètre des fibres myocardiques oscille entre 5 μ et 25 ou 30 μ chez l'adulte, le plus grand nombre offrant un diamètre moyen de 15 — 22 μ. En cas d'hypertrophie cardiaque, on peut voir ce même diamètre s'élever jusqu'à 35 à 40 μ; mais les fibres cardiaques de cette taille sont extrêmement rares.

v. Ebner admet que les fibres cardiaques s'épaississent, s'allongent et peut-être se multiplient par refends.

v. Ebner (1902) résume la question ainsi : Il estime que Goldenberg et Tangl ont démontré sûrement, par des mensurations minutieuses, que dans l'hypertrophie cardiaque les fibres myocardiques deviennent considérablement plus épaisses; ceci (Tangl) par le même mécanisme que celui de la croissance normale, lequel fait grossir progressivement ces fibres fœtales pour les amener à l'état de fibres adultes. En même temps que les fibres musculaires grossissent, v. Ebner

admet qu'elles s'allongent aussi. Quant à la question de savoir si, pendant la période des mitoses (qui cesse peu après la naissance) il se fait des subdivisions des fibres préexistantes par refends longitudinaux (consécutifs à des mitoses juxtaposant sur le travers de la fibre les noyaux fils au lieu de les superposer suivant sa longueur), v. Ebner ne considère pas ce fait comme démontré. Mais, ajoute-t-il, « il ne serait pas inconcevable qu'au moment de l'ordonnance en réseau de la substance fibrillaire, il se formât par division longitudinale de nouvelles fentes, c'est-à-dire des mailles de réseau, dans les faisceaux musculaires. Les noyaux doubles, si fréquents dans les fibres cardiaques, sont dus à des divisions sûrement directes, amitotiques. Solger a démontré chez le Cochon de lait cette multiplication amitotique des noyaux et les séries de noyaux qui en résultent, à côté des divisions mitotiques ». — Ceci implique naturellement que s'il existe chez l'adulte, et c'est le cas, des figures de division directe, il se peut très bien que parmi celles-ci il y en ait qui soient suivies d'une division de la fibre myocardique dans le sens longitudinal ; ceci dans les limites du territoire histophysiologique commandé par le noyau considéré qui se divise. On n'aura du reste la solution de cette question, si intéressante au point de vue du mécanisme intime de l'hypertrophie cardiaque, que par de nouvelles recherches. A notre sens, celles-ci devraient être conduites de façon à établir s'il existe, oui ou non, une relation directe 1° entre les amitoses donnant des noyaux juxtaposés par le travers des fibres larges, et les incisures longitudinales relevées par Goldenberg, puis par M. Heidenhain, etc., à la surface des fibres cardiaques ; 2° il faudrait savoir si ces incisures sont plus nombreuses dans les myocardes hypertrophiés. Enfin et en troisième lieu, il faudrait faire une étude minutieuse et analytique de ces incisures. Tant que ce travail, qui probablement en outre mettra en lumière des faits nouveaux, n'aura pas été fait, nous dirons que la multiplication des mailles du rets myocardique par refend de ses fibres constitutives est chose extrêmement probable, tant au cours de la croissance du cœur que dans la poursuite de celle-ci par l'hypertrophie. Mais, comme v. Ebner, nous dirons aussi que ce n'est pas là non plus une chose démontrée.

Recherches restant à faire pour solutionner la question du mécanisme de l'hypertrophie.

Atrophie et involution des fibres myocardiques. — Après être parvenues à un état adulte et aussi parfait au point de vue de leur développement histologique que le comporte leur fonctionnalité dans les diverses régions du myocarde, les fibres myocardiques éprouvent à un moment donné un mouvement de régression. Tout d'abord,

Régression des fibres myocardiques.

comme nous l'avons dit déjà, leur cylindre protoplasmique axial se charge de granulations ambrées, pigmentaires, dont il n'existait aucune trace dans le premier âge. Ce n'est que vers la dixième ou la douzième année chez l'Homme qu'on la voit apparaître (Maas, 1889). Elles sont d'abord peu nombreuses ; puis elles le deviennent davantage au fur et à mesure que le sujet avance en âge et peuvent même envahir les interlignes des cylindres primitifs chez le vieillard, ou dans l'atrophie brune du cœur, etc. Il n'y a pas à revenir sur la signification de ces enclaves pigmentaires : sinon pour dire une fois de plus que ce sont là des produits, demeurés à l'état d'enclaves, du fonctionnement ou très prolongé, ou exagéré, ou enfin s'opérant sous l'empire de circonstances pathologiques, de la fibre myocardique considérée en tant qu'élément cellulaire devenu incapable de se débarrasser de la totalité des déchets engendrés par son propre fonctionnement.

Apparition des grains de pigment ambré.

Chez les individus avancés en âge, les éléments musculaires du cœur conservant souvent (Minervini) la même structure et les mêmes dimensions que chez l'adulte, on peut néanmoins observer, d'après le même auteur, dans à peu près tous les cas, la présence ou même la prédominance de fibres musculaires plus petites, revenant au type plus ou moins embryonnaire qui reste définitif dans la musculature des oreillettes. Dans ce cas, fréquemment la quantité de pigment ambré devient tellement grande que toutes les cellules en paraissent remplies. Ces deux conditions réunies réalisent ce qu'on a appelé l'*atrophie brune* du myocarde. En ce cas, comme l'avait déjà très anciennement indiqué Eberth, la substance des bandes scalariformes striées subit de son côté un ramollissement progressif. De telle sorte qu'on a affaire, en fin de compte, à une réduction méthodique de la substance contractile, à la surcharge du protoplasma actif et même interfibrillaire par le pigment, et à la dissociation segmentaire ou fragmentaire, variablement accusée dans les différents points, des fibres myocardiques devenues séniles.

A ce point de vue, Minervini a fait une observation d'un grand intérêt (comme on le comprendra un peu plus loin à propos de l'étude du tissu conjonctif myocardique). Dans les intervalles des fibres ainsi en partie atrophiées, chargées de pigment et fragmentées, « le tissu conjonctif interstitiel, soit des ventricules soit des oreillettes, est quelquefois augmenté et ordinairement visible autour de chaque cellule [fibre] musculaire en particulier, au point de prendre l'apparence et la *valeur* d'une membrane limitante, et de ressembler à un vrai sarcolemme, bien qu'il soit d'origine extracellulaire ». Dans tous

Manchons de MINERVINI.

les cas de dissociation segmentaire du myocarde et en particulier dans la forme sénile, cette sorte de manchon conjonctif régnant dans les intervalles des fibres rameuses et plus ou moins flottant autour d'elles, est facile à mettre en évidence par le bleu de méthyle acide ou le picro-bleu de DUBREUIL; et l'on reconnaît du même coup qu'il s'agit bien là d'une formation purement connective, Cette augmentation du tissu conjonctif autour des fibres musculaires a été décrite par BOY-TESSIER et SESQUÈS (1899), sous le nom de *xérose* du cœur, chez des sujets de soixante-dix à quatre-vingt-quatorze ans, indemnes de sclérose artérielle. Ce serait là même l'état normal du cœur sénile.

Retour des fibres cardiaques à l'état embryonnaire sous les *taches laiteuses* de l'endocarde.

Assez fréquemment, dans les myocardes séniles, on trouve, à côté de lésions pathologiques acquises, des faits d'involution pure et simple des fibres myocardiques. Sous les taches laiteuses qu'on rencontre si souvent alors dans l'endocarde, on trouve des fibres rameuses à l'état tout à fait embryonnaire (ÇOLRAT, in thèse de DURAND, 1879). Sur d'autres, la plupart des noyaux ont disparu par atrophie. La fragmentation de la fibre est la règle en ce cas. Inversement, nous avons pu observer dans des cas de sclérose lente du myocarde (telle par exemple que celle qui s'opère au voisinage des gommes cardiaques) une régression encore plus intéressante. Les fibres myocardiques subissent, d'ailleurs très inégalement dans de mêmes feuillets myocardiques, un mouvement atrophique qui non seulement les ramène à l'état tout à fait embryonnaire, — avec une écorce contractile formée de faisceaux fibrillaires disposés marginalement sur une seule rangée, — mais, en outre, de distance en distance, on les voit s'effiler en un cordon plein de protoplasma granuleux semé de noyaux, ne portant plus trace de substance contractile à la périphérie. Par places, ce cordon protoplasmique, qui représente l'élément myoblastique de la fibre rétrogradée, devient mince comme un fil et souvent aussi, après s'être étiré, il s'interrompt. On voit se produire ainsi un morcellement des fibres rameuses par involution régressive, absolument différent de celui qui résulte du ramollissement des bandes scalariformes et que nous avons désigné sous le nom de dissociation segmentaire. Dans le premier cas, le morcellement termine le mouvement d'involution et met en liberté de véritables *myoblastes* ramenés à l'état d'indifférenciation plus ou moins complète. Dans le second, la fonte des traits d'Eberth met en liberté, quand elle est totale, de *véritables cellules cardiaques* ou fragments non nucléés de cellules cardiaques, ayant souvent conservé plus ou moins intact leur dispositif contractile.

Régression des fibres cardiaques au voisinage des gommes.

Dans les foyers de dissociation segmentaire sénile, produits lente-

ment et en apparence par le fait pur et simple d'un mode particulier d'involution dû aux seuls progrès de l'âge (d'où le nom de *myocardite segmentaire essentielle* que nous lui avions donné (RENAUT et MOLLARD, 1889), les cellules musculaires arrivées à l'état d'isolement complet et ayant perdu même toute ordonnance les unes par rapport aux autres, continuent cependant à vivre. Leurs noyaux ne montrent d'habitude aucun signe de régression; et leur protoplasma, non plus que leur substance contractile, ne subit pas la dégénérescence granuleuse ou granulo-graisseuse caractéristique des éléments anatomiques nécrobiosés. Ceci connu, une question qui se pose est celle de la possibilité ou non d'une régénération des fibres myocardiques, une fois qu'elles ont subi l'involution d'un mode ou de l'autre.

Les segments nucléés continuent à vivre après la dissociation segmentaire effectuée.

PROBLÈME DE LA RÉGÉNÉRATION DES ÉLÉMENTS MUSCULAIRES DU MYOCARDE. — En ce qui concerne la possibilité ou non d'un retour à l'état normal de fibres myocardiques touchées par la dissociation segmentaire, ou le cas particulier de celle-ci qu'on appelle fragmentation (ramollissement des bandes striées entre lesquelles la fibre ne renferme pas de noyau), on ne peut présentement dire que ceci : Tant que la continuité des fibres rameuses n'est pas interrompue et que la lésion ne consiste que dans une altération de la ligne complexe de disques minces répondant aux bandes striées intéressées, on peut concevoir que, de par le retour de la fibre myocardique aux conditions antérieures, — c'est-à-dire normales, — de sa nutrition propre, les altérations de la bande puissent se restaurer : cette dernière redevenir solide et, en somme, la guérison de la myocardite segmentaire s'opérer. C'est là, en effet, ce qui arrive maintes fois, par exemple, dans les fièvres typhoïdes où le cœur a été touché manifestement, qui pourtant guérissent et ne laissent pas après elles de signes d'asthénie myocardique. Mais le processus de restauration n'a été suivi jusqu'ici ni par nous, ni par aucun autre histologiste. Quant aux foyers de dissociation segmentaire où l'on observe la désorientation des segments mis en liberté, et où on les voit brouillés sans ordre, il ne semble pas qu'ils puissent être le siège d'une réparation des fibres myocardiques ainsi morcelées. En tout cas, le foyer, formé d'éléments qui survivent, n'est l'objet d'aucun mouvement de liquidation apparent. Il n'est pas envahi par les phagocytes ni par le tissu conjonctif. Quand ce foyer est placé au sein d'une bande de sclérose, les segments musculaires semblent y rester tels quels et sans modification, pendant du moins très longtemps.

Restauration possible de la dissociation segmentaire.

Lorsqu'il s'agit de fibres myocardiques ramenées à l'état embryon-

Réparation des lésions myocardiques expérimentales.

naire, puis morcelées en « myoblastes » indifférenciés; par exemple, à la suite d'expérimentations faites sur le myocarde et ayant amené la destruction des fibres cardiaques par myosite aiguë, la question se pose d'une tout autre façon.

Bonome (1889) dénie absolument au myocarde la faculté de se régénérer. Il soutient que les cellules musculaires ne prennent aucune part à la cicatrice calleuse des blessures cardiaques, bien que, à l'apogée du « processus de granulation » [c'est-à-dire au stade embryonnaire du tissu cicatriciel], il ait vu non seulement des figures de division karyokinétique dans les noyaux musculaires, mais encore de véritables cellules musculaires au sein du jeune tissu cicatriciel. Berent (1892) va encore plus loin. Il n'a vu ni formation de bourgeons aux dépens des faisceaux primitifs [fibres myocardiques], ni formation de cellules libres d'origine musculaire. Le seul fait de participation des cellules musculaires au processus de réparation qu'il n'ait pu exclure, est que les noyaux musculaires persistent dans le tissu conjonctif cicatriciel néoformé. Il voit d'ailleurs ces noyaux peu à peu disparaître, mais conclut ainsi : « Il m'est impossible de dire si tous les noyaux musculaires subissent ce même sort ». En somme, les deux auteurs précités n'admettent pas la transformation du tissu musculaire en tissu conjonctif (*métaplasie* de Waldeyer), ni non plus l'inverse.

Binaghi (1899) a fondé ses conclusions sur l'action des corps étrangers introduits dans l'épaisseur du myocarde. Il aurait fait passer une aiguille jusque dans le cœur droit, en l'implantant dans la paroi du ventricule gauche. Il admet que le myocarde peut se régénérer complètement.

R. Traina (1899), d'après ses expériences instituées sur des Chiens et des Lapins, a conclu que la néoformation ou la régénération des fibres myocardiques est en somme chose possible. Mais la reproduction des éléments musculaires serait très limitée, et ne pourrait arriver à combler les lacunes produites par les blessures de la paroi antérieure du cœur. On rencontre, il est vrai, des mitoses dans les noyaux musculaires; mais elles ne sont pas toujours suivies de la formation d'éléments musculaires nouveaux. La cicatrisation des blessures cardiaques s'opère donc spécialement par l'action du tissu conjonctif. Celui-ci peut réunir, par exemple, les deux « moignons » d'une fibre myocardique sectionnée par son travers et lui restituer ainsi sa continuité.

v. Oppel (1901), étudiant à son tour et en dernier lieu les altéra-

tions du myocarde sous l'influence des corps étrangers, fait tout d'abord observer que la plupart des auteurs contemporains admettent : — *a*) que le tissu musculaire strié, considéré en général, ne se transforme pas en tissu conjonctif, ni inversement ; — *b*) que le myocarde ne se régénère pas ; — *c*) que la régénération des muscles striés du squelette a lieu soit par développement de « sarcoblastes » libres, soit par prolifération de bourgeons provenant des fibres musculaires restées intactes ; — *d*) que les corps étrangers non résorbables engagés dans l'épaisseur du myocarde y sont séquestrés et encapsulés par une membrane conjonctive.

Cela posé, v. Oppel reprend la question pour le cas particulier du myocarde, et il la traite à fond. Il enfonce des aiguilles dans le cœur du Lapin, en procédant de façon rigoureusement aseptique. Il sacrifie les animaux au bout d'un temps variable (8 à 12 heures ; 24 heures ; 2, 3, 4 jours ; 6, 7 jours ; 14 jours ; 6 semaines). A chacun de ces stades successifs, il examine le myocarde et arrive aux résultats suivants :

Au bout de vingt-quatre heures, tant au niveau de la piqûre que dans la région avoisinante, il s'est produit la série de lésions qu'on observe dans les myocardites aiguës intenses (telles, par exemple, que la myocardite diphtérique) : hémorragie et œdème interstitiels ; exsudation fibrineuse ; perte de la striation longitudinale et transversale suivie de dégénération granuleuse ; enfin, résolution de la fibre cardiaque en segments irréguliers accompagnée d'altération ou même d'atrophie complète des noyaux musculaires. Souvent, la destruction de la substance contractile précède la mort des noyaux. On trouve alors ceux-ci isolément disséminés entre les fibres myocardiques subsistantes ; ils apparaissent tuméfiés, peu colorables, dépourvus de nucléoles. Au voisinage immédiat du foyer de piqûre, les altérations sont moindres ; les fibres musculaires sont troubles, avec des noyaux tuméfiés, entourés d'une zone protoplasmique claire. Certaines fibres renferment çà et là deux noyaux rapprochés, ovales ou sphériques, entourés d'une zone claire commune. Si ces noyaux ainsi géminés proviennent de la division d'un seul, celle-ci s'est sans doute opérée par amitose ; car ici, — non plus que dans une myocardite diphtérique expérimentale (Mollard et Regaud, 1897), — *jamais* v. Oppel *n'a rencontré une seule figure karyokinétique.*

Certaines fibres aussi dégénèrent par régression rapide, et il n'en reste que deux ou trois noyaux musculaires ronds ou ovalaires entourés d'une masse protoplasmique granuleuse. On peut suivre, sur la série

des fibres altérées plus ou moins dans la région, les stades du processus de la mise en liberté des noyaux sous cet état, où ils demeurent souvent entourés et comme encapsulés par les restes du dispositif de soutien (manchons connectifs, capillaires sanguins). Dans tout ce mouvement, il ne se dégage jamais de gaine telle que celle décrite par Œstreich et par Glaser autour des fibres myocardiques normales. En résumé, dans les quarante-huit premières heures, on voit parallèlement se dérouler deux processus distincts : 1° mort des fibres myocardiques (*atteinte musculaire :* Renaut et Mollard, Congrès international de médecine de Lille, 1899) ; 2° altération et destruction ultérieure de la substance striée, suivie de la mise en liberté des noyaux musculaires.

Les lésions dégénératives se continuent sur ce type, au voisinage de la piqûre, pendant les deuxième, troisième et quatrième jours. Là encore on voit les noyaux musculaires devenir libres ; mais il n'est pas douteux que certains d'entre eux soient ensuite frappés de mort. Ils perdent peu à peu leurs éléments chromatiques, deviennent indistincts et se fondent en quelque sorte dans le tissu environnant. En revanche, nombre d'autres subissent un mouvement particulier, soigneusement suivi par v. Oppel. Sur les fibres ayant subi un commencement d'altération, on constate que la chromatine de ces noyaux dessine un filament unique dirigé dans le sens de marche de la fibre. Ailleurs, la chromatine apparaît formée de petites granulations qui s'ordonnent soit en cercle, soit en fer à cheval. Finalement, elle constitue deux petits amas à contours irréguliers. Le noyau présente alors une incisure, puis bientôt il se divise en deux noyaux sphériques de grosseur égale dont chacun possède, en son milieu, un petit amas de chromatine à contour irrégulier. Puis, les deux noyaux ainsi formés et d'abord jointifs se séparent plus ou moins. v. Oppel conclut de là que *les noyaux des fibres myocardiques se divisent exclusivement par voie d'une amitose un peu spéciale*, où la division est précédée de quelque arrangement de la substance chromatique. De mitoses, pas une seule. On peut, du reste, s'en rendre compte aisément ; car, simultanément, les cellules connectives réalisent des figures de division indirecte absolument caractéristiques et nombreuses.

Dans la cicatrice les cellules musculaires sont ramenées à l'état de myoblastes indifférenciés.

Ces faits sont extrêmement intéressants et importants, de même aussi que le suivant. Quand la fibre myocardique, en se détruisant, a donné naissance à des noyaux qui tombent dans le foyer non pas à l'état nu, mais bien en restant entourés d'une masse de protoplasma, on a naturellement affaire à des cellules d'origine musculaire qui, dans le tissu de granulation d'origine conjonctive, continuent à vivre

en tant que cellules. Ces cellules musculaires continuent aussi là à se diviser. *Elles le font par mitose.* Au sein du jeune tissu cicatriciel, elles sont souvent disposées en séries conservant la direction des fibres myocardiques disparues, et dont chacune d'elles représente un segment cellulaire séparé du reste. Et entre ces séries, on voit aussi quelquefois s'ordonner les cellules du jeune tissu conjonctif. Ainsi donc, les cellules d'origine musculaire prennent part à la constitution du tissu de granulation d'où proviendra la cicatrice. Elles le font en gardant des caractères qui leur sont propres, tout en donnant une série de divisions indirectes. [C'est dire autrement que, dans la cicatrice, elles sont revenues à l'état de myoblastes indifférenciés qui se multiplient par mitose comme tels.]

A des périodes plus avancées (7-14 jours, 6 semaines après l'introduction du corps étranger), v. Oppel n'a observé tout d'abord que le développement progressif du tissu conjonctif comblant la perte de substance. Il devient peu à peu cicatriciel. On y trouve des cellules d'origine musculaire de moins en moins nombreuses, des noyaux libres d'origine également musculaire aussi de moins en moins nombreux, en voie de dissolution par chromatolyse. A un moment donné, on ne rencontre plus que des vacuoles qui s'étaient développées autour des éléments musculaires résiduaux (restes de substance striée et noyaux libres) et au sein desquelles ces restes se sont lentement résorbés. L'auteur considère comme probable que ceux des noyaux du moignon qui disparaissent ainsi sont tous d'origine musculaire. Au bout d'un mois et demi, le tissu cicatriciel a subi l'évolution fibreuse. On peut reconnaître encore, dans le dispositif fibrillaire, quelques éléments qu'on peut rapporter comme origine aux fibres myocardiques disloquées et résorbées en partie. En tout cas, il est impossible de saisir en eux des caractères démontrant qu'ils concourent, par transformation propre, à la constitution du tissu conjonctif. [En particulier, on ne peut saisir, dit v. Oppel, « leur transformation directe en fibres conjonctives. » Ceci n'a rien d'étonnant et ne constituerait, d'ailleurs, pas une preuve qu'ils ne se sont pas changés en cellules conjonctives.]

Sarcoblastes.

Les auteurs qui se sont occupés de la régénération des muscles striés ordinaires désignent communément sous le nom de « sarcoblastes » des cellules d'origine musculaire telles que v. Oppel en a vu tomber, puis évoluer au sein du tissu cicatriciel, sans donner jamais lieu, d'ailleurs, à un mouvement de régénération des fibres myocardiques à leurs dépens. De fait, il résulte de ses expériences et de ses examens histologiques très bien conduits, que *les fibres myocar-*

diques ne se régénèrent pas. La cicatrice définitive, résultat du processus de granulation, est ici constituée exclusivement par des éléments conjonctifs. v. Oppel appelle cependant *myogène* ce tissu de granulation, uniquement parce qu'il est formé d'éléments conjonctifs prépondérants et d'un petit nombre d'éléments d'origine musculaire il est vrai, mais qui ne peuvent être désignés correctement sous le nom de « sarcoblastes », vu qu'ils sont totalement incapables de régénérer, par leur évolution derechef ascendante, de nouvelles fibres musculaires cardiaques. Ce sont là, dit en fin de compte v. Oppel, des éléments musculaires « persistant en tant que cellules qui n'atteignent plus le but régulier de leur développement et, par suite, doivent être considérées comme des cellules malades ». Et, de fait, elles s'éteignent dans le tissu cicatriciel après quelques efforts de survie et de multiplication karyokinétique : tentatives probables d'une différenciation ascendante qui n'aboutit pas. Il faut donc conclure, qu'une fois détruit, — ici comme l'avaient vu, dans les flots de désintégration de la myocardite diphthérique, Mollard et Regaud (1897), — le myocarde ne se régénère point ; et que dans l'écart des fibres subsistantes, la place appartient seulement aux formations connectives, c'est-à-dire aux éléments des scléroses.

§ 4. — Histogénèse particulière des travées de Purkinje

L'histogénèse particulière aux éléments constitutifs des travées de Purkinje, à l'inverse de celle des fibres myocardiques ordinaires, n'a pas suscité de nombreux travaux. Sauf exception, les auteurs qui se sont succédé depuis Aeby (1863) ayant, pour la plupart, admis comme lui que les cellules de Purkinje sont purement et simplement des cellules myocardiques demeurées embryonnaires, on n'a guère cherché avant Marceau (1901, 1902) quelles étaient, au précis, les particularités de leur développement qui les font différer des fibres cardiaques ordinaires. Marceau lui-même n'a fait, au point de vue de leur histogénèse propre, qu'une étude sommaire de leur développement comparé à celui des fibres myocardiques.

Origine sous endocardique des fibres de Purkinje.

Les fibres de Purkinje et les fibres myocardiques ordinaires proviennent d'éléments primitivement identiques dans le myocarde embryonnaire et, en ce qui regarde les premières, de cellules embryonnaires de la région *sous-endocardique*. Nous rappellerons tout d'abord que les

cellules musculaires embryonnaires de cette région, qu'elles doivent d'ailleurs évoluer en fibres myocardiques ordinaires ou en fibres de Purkinje, présentent des particularités assez remarquables. Toutes ou à peu près toutes, à l'origine, se dessinent d'emblée sous forme de cylindres rameux à direction générale presque exclusivement parallèle à la surface de l'endocarde: si bien que, dans une coupe transversale de l'embryon passant par le cœur, elles se montrent toutes sectionnées en travers (embryon humain de trois mois, par exemple). Et de la sorte, elles apparaissent avec l'aspect de grosses cellules épithéliales globuleuses rangées en série et jointives les unes aux autres en ordre serré, sur les pôles libres desquelles passerait le mince feuillet endothélial de l'endocarde. Leur aire de section est très supérieure à celle des fibres myocardiques embryonnaires comprises dans l'épaisseur du myocarde. et le protoplasma occupant cette aire et renfermant les noyaux est également plus abondant et plus clair. Ce sont là des caractères qui persisteront dans celles de ces fibres qui deviendront des fibres de Purkinje.

A ce même stade, il y a un autre caractère qui, lui aussi, deviendra spécial aux cellules de Purkinje, là où il s'en développera dans la rangée épithéliforme des myoblastes juxta-endocardiques. C'est que l'écorce contractile, qui limite toutes les fibres sur leur pourtour et les individualise déjà dans la masse myocardique, est, comme l'avait indiqué v. Ebner, inégalement développée sur les diverses parties de ce même pourtour. Elle est en général plus mince sous l'endothélium endocardique que dans les interlignes des fibres et ne renferme pas encore, comme ceux-ci, de faisceaux fibrillaires individualisés. C'est exactement ce qui arrive dans les parties des cellules de Purkinje en relief sur les bords de chaque travée, comme le sont les faces des fibres embryonnaires juxta-endocardiques sous l'endocarde encore endothélial. Nous attachons une certaine importance à cette série de faits, car nous les avons constatés chez l'embryon de l'Homme, *qui n'aura jamais de réseau de Purkinje*. Il faut donc, toutes réserves faites sur le reste, maintenir que les fibres de Purkinje représentent bien, comme l'avait affirmé Aeby, des formes embryonnaires de certains éléments myocardiques, nous ne dirons pas demeurées telles, mais bien *achevées sur un type qui était, en ses traits essentiels, celui de tous les myoblastes embryonnaires de la rangée terminale sous-endocardique*.

Cela posé, chez les animaux qui doivent ultérieurement posséder un réseau de Purkinje, les cellules cardiaques et les cellules de Purkinje subissent, à partir de leur commune origine, des différenciations un

peu spéciales qui se poursuivent parallèlement en se rapprochant progressivement d'un type défini.

Stades du développement des fibres de Purkinje. (recherches de MARCEAU).

C'est chez l'embryon de Mouton de 20 millimètres que MARCEAU a vu, « sur les faces de la cloison interventriculaire ainsi qu'à la surface de certaines travées musculaires, mais toujours au-dessous de l'endothélium représentant l'endocarde », les premiers éléments musculaires qu'on puisse rapporter aux cellules de Purkinje. Ce sont de gros cylindres protoplasmiques présentant des renflements au niveau des noyaux, qui sont plus volumineux et allongés que ceux des fibres voisines, lesquelles deviendront des fibres myocardiques ordinaires. L'écorce contractile ne comprend que de rares fibrilles tout à fait embryonnaires, dont certaines commencent à dessiner autour des globes nucléés des trajets courbes enveloppants. Quelques-uns sont déjà transversaux (*fig. 9* de la thèse de MARCEAU, 1902). Ces cellules de Purkinje gardent donc certains caractères qui tendent déjà à s'effacer dans les autres cellules musculaires de la rangée juxta-endocardique. — Chez l'embryon de Mouton de 80 millimètres, les mêmes caractères persistent tandis que l'écorce fibrillaire continue à se développer et que ses fibrilles se poursuivent manifestement sur des séries de « grains » globuleux. — Chez l'embryon de 170 millimètres, dont le cœur a acquis à peu près sa configuration définitive, les travées de Purkinje, dont on observe déjà très fréquemment l'anastomose avec des faisceaux de fibres cardiaques ordinaires, sont déjà larges. Leurs renflements cellulaires consécutifs, répondant chacun à un « grain » de Purkinje, renferment déjà souvent deux noyaux plongés au sein d'une masse globuleuse de protoplasma délicat et réfringent très développée. Leur écorce contractile, ainsi que leurs feuillets longitudinaux et transversaux (répondant au feuillet rétiforme), est devenue épaisse dans les régions mitoyennes. Enfin, chez l'embryon de 550 millimètres, c'est-à-dire arrivé presque à terme, la structure des fibres de Purkinje se rapproche sensiblement de l'état définitif; et il en est de même des fibres myocardiques ordinaires qui, dès lors, semblent tout à fait différentes. Toutefois, les travées de Purkinje d'un tel embryon, plus étroites que celles de l'adulte, sont souvent entourées de fibres myocardiques à très large section et présentant, parmi leurs similaires distantes des travées, des caractères demeurés nettement embryonnaires. Elles sont formées « d'une colonne axiale de protoplasma qui renferme une série de doubles noyaux au niveau desquels elle présente des renflements, et qui est entourée de plusieurs assises de fibrilles à direction parallèle et serrées les unes contre les autres.

Formes intermédiaires aux fibres cardiaques ordinaires et aux fibres de Purkinje.

On observe fréquemment l'anastomose entre des travées de Purkinje et de petits faisceaux de fibres cardiaques. Celle-ci s'établit par l'intermédiaire de sortes de fibres cardiaques embryonnaires analogues à celles qui occupent la périphérie de ces travées de Purkinje » (MARCEAU).

D'après ce que nous avons établi un peu plus haut, nous pensons que les fibres myocardiques dont il est ici question sont originaires, tout comme les fibres de Purkinje elles-mêmes, de l'assise primitive juxta-endocardique. Elles en ont gardé quelques caractères qui les rendent, d'une part, partiellement semblables aux filaments de Purkinje et, d'autre part, en font de faciles intermédiaires avec les fibres myocardiques issues des couches plus profondes, non juxta-endocardiques mais bien interstitielles, du myocarde embryonnaire.

SECTION DEUXIÈME

CHAPITRE V

LE MILIEU INTÉRIEUR MYOCARDIQUE

Myocardes interstitiellement exsangues et dépourvus de tissu conjonctif.

Chez les Vertébrés tout à fait inférieurs seulement, et dont le cœur ne dépasse pas certaines dimensions qui rendent ce mode de vie inapplicable, les fibres myocardiques restent réunies sous forme de travées dans lesquelles ne pénètrent ni le tissu conjonctif, ni avec ce dernier les vaisseaux. Tous les myocardes, même ceux qui plus tard devront être le plus vascularisés et le mieux pourvus de tissu conjonctif, ont commencé par cet état qui est, par exemple, l'état semble-t-il définitif pour le cœur de la Grenouille, et dans lequel la nutrition des fibres composant chacune des travées se fait par simple diffusion du sang contenu dans les cavités cardiaques. Jusqu'à la moitié du deuxième mois chez l'Homme, et chez le Mouton au stade correspondant de l'évolution intra-utérine, il en est encore relativement ainsi. La paroi musculaire des ventricules présente une structure spongieuse, absolument comparable à celle du myocarde de la Grenouille adulte. Cette paroi, très épaisse, est formée par l'intrication d'une foule de travées musculaires s'entrecroisant et s'anastomosant dans une multitude de sens. Les travées sont de dimensions variables, limitées à leur surface par le revêtement endothélial qui représente ici l'endocarde et qui se moule à leur surface comme un mince vernis. Elles sont formées de cellules musculaires en forme de fibres qui, tout en se ramifiant, marchent de conserve au sein de chaque travée où elles sont soudées

entre elles par une substance tenace, amorphe comme le serait un ciment. Sur une coupe transversale, chaque travée apparaît formée, comme le serait une travée de Purkinje, par trois, quatre ou cinq fibres ou même davantage, présentant un axe protoplasmique central renfermant les noyaux et une écorce contractile formée d'un sarcoplasma dès le début différencié et dépourvu de granulations, noyant les feuillets fibrillaires marginaux dans sa masse hyaline. Dans les intervalles des travées, prend place le sang du cœur, renfermé dans les cavités de celui-ci. Périphériquement, au-dessous de la ligne du péricarde viscéral (épicarde), chez l'embryon de Mouton de 12 millimètres, les fibres musculaires deviennent rapprochées au contact et forment sur deux ou trois rangs en épaisseur une assise compacte, non subdivisée en travées, donc dans l'épaisseur de laquelle le sang ne pénètre d'abord pas. C'est dans cette assise compacte, d'où émanera la paroi ventriculaire proprement dite, qu'on voit d'abord s'engager les vaisseaux sanguins. Ils viennent de la mince assise de tissu conjonctif embryonnaire qui double l'épicarde. Cette assise se développe peu à peu (embryon humain de trois mois à trois mois et demi). Et bientôt on voit sur ses confins et ceux du myocarde les vaisseaux embryonnaires pénétrer ; séparer par des fentes étroites la masse de l'assise myocardique compacte en travées ; la subdiviser en trabécules et amener avec eux les cellules fixes du tissu conjonctif. Les travées de la région spongieuse n'étant atteintes qu'en dernier lieu par cette poussée vasculo-connective, qui se fait de l'épicarde à l'endocarde, progressivement, restent longtemps dépourvues de tissu connectif et de vaisseaux.

Apparition première du tissu connectif aux anneaux fibreux.

Le tissu connectif a fait, au contraire, à ce même stade, déjà son apparition au niveau de l'*anneau fibreux*, siège de l'insertion et origine des valvules auriculo-ventriculaires. Il forme là, d'emblée, une pièce de charpente puissante, alors que partout ailleurs il n'est parvenu qu'aux tout premiers stades de son développement. Chez l'embryon de Mouton de 12 millimètres, cet anneau fibreux renferme déjà un nombre considérable de fibres élastiques : alors que dans tout l'organisme on n'en rencontre pas une seule, et que même elles n'apparaîtront que beaucoup plus tard là où elles doivent être le plus abondantes (J. Renaut, 1893, p. 770-774).

Ces faits étaient bien connus. Cependant, tout dernièrement, Marceau (1903-*c*) a cru devoir poser cette question : « D'où provient le tissu conjonctif fasciculant du myocarde ? » Il a toutefois remarqué que ce tissu est plus abondant à la base des ventricules que vers la

pointe. Dans ces conditions, il pense qu'il provient probablement de la prolifération des cellules conjonctives des anneaux des orifices auriculo-ventriculaires, ainsi que de celles du bulbe artériel. Il a constaté, d'autre part, que l'apparition des capillaires précède celle des cellules conjonctives (embryon de Mouton de 20 millimètres). Il pense que ce sont ces capillaires qui servent de guides aux éléments du tissu connectif pour envahir peu à peu le myocarde. Ces cellules conjonctives séparent d'abord les fibres par groupes assez volumineux à section transversale lenticulaire et constituent les premières fentes de Henle, déjà visibles sur le myocarde de l'embryon de Mouton de 170 millimètres. Ce n'est que plus tard qu'elles s'insinuent peu à peu entre les fibres des faisceaux limités, — c'est-à-dire individualisés, — par ces mêmes fentes. On en observe déjà quelques-unes entre les fibres, chez l'embryon de Mouton de 300 millimètres (Marceau).

Origine des cellules conjonctives d'après Marceau.

La question n'a donc pas fait pour ainsi dire un seul pas depuis dix ans, comme on le voit par la juxtaposition des deux descriptions sommaires et parallèles que nous venons de reproduire (J. Renaut, 1893 ; Marceau, 1903-*b*). Elle est, comme on peut en juger, tranchée de façon insuffisante.

Tant dans la série que chez l'embryon des Vertébrés supérieurs et de l'Homme, on n'a pas suivi méthodiquement le progrès, ni fixé les étapes du développement du tissu conjonctif dans le myocarde. Il en résulte que nous ne savons pas au juste sous quelle forme ce tissu apparaît en premier lieu au sein de la masse des fibres embryonnaires, tout d'abord jointives entre elles aussi bien dans les travées de la région spongieuse que dans la paroi compacte du myocarde ventriculaire, par exemple. Là, ces fibres ne se distinguent d'abord les unes des autres que par les feuillets enveloppants de substance contractile, lesquels sont au début *mitoyens entre elles*. Quand la délamellation de ces feuillets s'effectue et du même coup individualise définitivement les fibres, quelle est la substance qui prend place entre elles ? Est-ce un reste indifférencié du protoplasma syncytial primitif ? S'agit-il, au contraire, d'une reviviscence de la substance unissante, d'apparence mésenchymateuse, qui, à l'origine, reliait les myoblastes rameux anastomosés en réseau ? Est-ce, au contraire, une substance nouvelle, précollagène ou collagène : la *substance continue* du tissu conjonctif qui, là où il forme des masses, noie et relie les éléments de sa trame et ses cellules fixes (J. Renaut, 1903) ? Nous ne le savons pas du tout. On verra un peu plus loin qu'il y a, dans le dispositif du myocarde, des faits dont l'intérêt est de premier ordre et qui forcent à poser ces

Feuillets enveloppants de substance contractile.

questions. C'est même afin d'éclairer ces faits nouveaux que nous faisons précéder la description analytique du tissu conjonctif myocardique, telle qu'elle doit être faite chez les Mammifères et chez l'Homme, de cette courte digression sur l'origine du tissu conjonctif de leur myocarde.

Nous allons maintenant décrire ce tissu conjonctif, puis les vaisseaux sanguins qui, dans le myocarde comme dans tous les tissus vascularisés, sont étroitement solidaires des dispositions connectives. Nous poserons enfin la question des lymphatiques myocardiques.

Cette dernière partie de notre sujet devra naturellement se restreindre à la recherche des lymphatiques avérés, indiscutables, soit capillaires soit valvulés, et non pas s'étendre à la discussion des rapports entre le système lymphatique et les espaces connectifs considérés comme lymphatiques (canaux plasmatiques, — canaux et espaces du suc, — espaces lymphatiques représentés par les espaces connectifs). Ces diverses conceptions n'ont plus aujourd'hui, en effet, qu'une valeur historique, depuis que nous savons que les voies lymphatiques se terminent constamment au sein des tissus par des extrémités closes, exactement limitées, du côté du tissu connectif, par l'endothélium découpé en jeu de patience qui seul définit et délimite les cavités des lymphatiques capillaires vrais (J. Renaut, 1893 ; L. Ranvier, 1895).

§ 1er. — Le tissu conjonctif du myocarde adulte

Dans un myocarde tel que celui de l'Homme et des Mammifères, c'est-à-dire là où il a pris à la fois un gros volume et son complet développement, il convient de décrire : *A*, une *formation conjonctive fasciculante* ; *B*, les *fentes de Henle* qui sont interceptées par la formation fasciculante elle-même, laquelle individualise les faisceaux formés par la réunion d'un plus ou moins grand nombre de fibres myocardiques ; *C*, la *formation conjonctive intrafasciculaire*, laquelle correspond au dispositif affecté par les éléments conjonctifs dans les intervalles des fibres cardiaques ; *D*, le *dispositif élastique* du myocarde.

Tissu conjonctif fasciculant.

A. Formation fasciculante. — Sous ce titre, P.-A. Durand (1879) a désigné, et exactement décrit pour la première fois, le dispositif

d'enveloppement et d'individualisation des fibres cardiaques en faisceaux. Il a également indiqué quelle est la signification morphologique qu'on lui doit attribuer. Cette signification, comme il l'a montré, devient très claire et pour ainsi dire évidente en prenant pour point de départ la gaine propre des travées de Purkinje que nous connaissons déjà.

Comparaison avec la gaîne propre des travées de Purkinje.

« Nous avons vu que le tissu conjonctif qui forme la gaine des grosses travées des cellules de Purkinje n'est pas du tissu conjonctif lâche, mais bien une formation de tissu conjonctif modelé. Quand la travée de Purkinje se transforme à son extrémité en un réseau ordinaire de fibres musculaires cardiaques, les cellules [fibres] musculaires se séparent les unes des autres. Elles ne sont plus adjacentes sur leurs faces de contact ; il se développe entre elles des intervalles. La gaine de la travée de Purkinje s'écarte alors à la manière d'un entonnoir. En divergeant, les faisceaux conjonctifs qui la composent rendent plus larges les espaces interfasciculaires. Les cellules fixes deviennent aussi moins rapprochées les unes des autres, tout en demeurant ordonnées à la surface des faisceaux dissociés. Ainsi, trois par trois, cinq par cinq, etc., les cellules cardiaques, disposées maintenant pour former des fibres rameuses, sont enveloppées par un filet de tissu connectif modelé qui constitue leur *formation fasciculante*.

« Sur les coupes du myocarde faites dans une direction exactement perpendiculaire à celle des axes des fibres cardiaques au point donné, on voit la coupe des enveloppes de tissu connectif fasciculant former des cercles autour des groupes de fibres cardiaques qu'ils enveloppent. Ces gaines s'adossent deux par deux, trois par trois, etc., pour former des espaces au centre desquels on voit se poursuivre les vaisseaux de distribution. Ces espaces sont les fentes de Henle, bien connues. » (J. Renaut, 1893, p. 720.)

La formation fasciculante est constituée par les feuillets fenêtrés.

Nous croyons utile de compléter ici cette description sommaire. Quand on examine le tissu fasciculant du myocarde par des méthodes analytiques et d'ailleurs variées, parmi lesquelles actuellement la coloration des éléments de la trame conjonctive par le *picro-bleu* (G. Dubreuil) tient d'ores et déjà une place importante, on peut vérifier aisément que les lames de tissu conjonctif qui individualisent les faisceaux principaux de fibres myocardiques, — et qui par conséquent répondent à la paroi des grandes fentes de Henle, — affectent ce que Durand (1879) appelle le caractère de « feuillets fenêtrés ». C'est-à-dire qu'il ne s'agit pas là de véritables lames aponévrotiques devenues très minces, au sein desquelles les faisceaux connectifs marchent en

ordonnance exactement parallèle. Il s'agit, au contraire, de minces feuillets simplement *fibreux*, où les faisceaux conjonctifs suivent en général, mais non pas servilement, la direction axiale des fibres myocardiques qu'ils enclosent. Ces faisceaux conjonctifs s'éloignent et se rapprochent alternativement en formant des mailles, par lesquelles s'engagent des vaisseaux pénétrant les faisceaux musculaires. Ils paraissent toutefois nettement fondus en membrane par la substance continue du tissu conjonctif, que le bleu de méthyle acide du réactif teint alors avec élection. Les cellules fixes forment, entre les faisceaux, également des séries irrégulières et non pas des chaînes exactement ordonnées par rapport à la surface des faisceaux conjonctifs. Bref, il s'agit là d'un tissu conjonctif modelé sous forme fibreuse simple, et non pas sous forme aponévrotique vraie. De cette enveloppe connective des grands faisceaux de fibres cardiaques, partent, en accompagnant les vaisseaux sanguins pénétrants, des cloisons plus minces qui se poursuivent à l'intérieur des faisceaux, pour les subdiviser en faisceaux plus petits, mais non plus exactement individualisés sur tout leur pourtour.

Dans les fentes de Henle le tissu conjonctif est lâche.

Dans les écarts des feuillets fibreux enveloppants que nous venons de décrire, — écarts qui répondent aux fentes de Henle, et par conséquent dans ces mêmes fentes, — règne un tissu conjonctif affectant un tout autre caractère et qui, au sein des fentes, forme le satellite des vaisseaux sanguins de distribution. Il s'agit ici de *tissu conjonctif lâche* parfaitement typique, et dont les éléments constitutifs sont reliés par la substance fondamentale continue du tissu conjonctif. Cette substance, qui se teint électivement en bleu pâle par le bleu de méthyle acide, est plus ou moins épaisse ou plus ou moins fluide suivant les régions. De même les faisceaux conjonctifs qui la parcourent sont plus ou moins gros et nombreux. Le tissu conjonctif lâche qui occupe les fentes de Henle est d'autant plus abondant et complexe (souvent occupé par des vésicules adipeuses) qu'on se rapproche davantage du péricarde viscéral. Il apparaît dès lors nettement comme un prolongement, dans les espaces (fentes de Henle) interceptés par les adossements des feuillets fasciculants, du tissu conjonctif lâche sous-péricardique, et il sert de voie de marche aux vaisseaux sanguins de divers calibre qui distribuent le sang aux faisceaux musculaires myocardiques. Nous avons vu, du reste, un peu plus haut, que c'est de la zone sous-épicardique que proviennent les vaisseaux qui vont, chez l'embryon, vasculariser le myocarde primitivement exsangue interstitiellement.

Au fur et à mesure, au contraire, qu'on se rapproche de l'endocarde, les fentes de Henle deviennent plus étroites. Leurs dimensions sont, en effet, proportionnées au calibre des vaisseaux sanguins dont elles constituent les voies de marche, et qui, ayant leur pied sous le péricarde, n'engagent plus entre les faisceaux musculaires voisins de l'endocarde que leurs branches terminales plus grêles.

B. Étude analytique des fentes de Henle. — Il convient d'insister encore sur ces fentes, parce que, unanimement jusqu'au travail de Durand (1879), elles ont été considérées comme des *fentes lymphatiques*. Et c'est partant de cette manière de voir que Ranvier (1880) concluait que « le cœur du Mouton, par exemple, peut être considéré comme une éponge lymphatique » (6 avril 1876). Ceci, parce qu'une injection interstitielle de bleu de Prusse faite dans le myocarde remplit d'abord les fentes de Henle, gagne ensuite le tissu cellulaire sous-péricardique, puis peut passer de là, si l'on continue l'injection interstitielle sous pression, dans un lymphatique du péricarde et ensuite dans un lymphatique valvulé. Ceci encore, parce qu'Eberth affirmait avoir imprégné d'argent la paroi des fentes de Henle et avoir vu s'y dessiner un réseau endothélial. Ceci enfin, parce, que jusqu'à une époque toute voisine de nous, on avait l'habitude de rechercher les racines du système lymphatique dans les formations connectives, ou même d'identifier les espaces du tissu conjonctif avec des cavités lymphatiques.

Description de Henle.

Pour prendre une idée exacte de ce que pensait Henle lui-même des fentes qui portent son nom, il faut tout d'abord se reporter au texte même de sa description. Henle (1876) avait eu essentiellement pour but de démontrer la structure lamelleuse de la paroi cardiaque, et il la démontrait par des procédés tout d'abord et essentiellement macroscopiques. Par des sections verticales et perpendiculaires à la surface externe du cœur, faites « avec un couteau bien tranchant », il reconnaît qu'après un certain temps de macération dans l'alcool légèrement dilué, le myocarde des deux ventricules est subdivisible en feuillets de fibres musculaires, séparables, par la traction exercée dans le sens de l'axe du cœur, jusqu'à une certaine profondeur. Après quoi ils s'entrecoupent à la façon d'un système de tentes. « Les faces de ces feuillets qui limitent les fentes par lesquelles ils sont séparés sont lisses ou reliées l'une à l'autre par un tissu conjonctif très délicat. Dans les grosses fentes, visibles d'emblée en l'absence de toute mani-

pulation, existent des septa fibreux solides ; assez souvent aussi on y voit des sections de vaisseaux.... Les vaisseaux les plus fins ne siègent pas, comme on pourrait le croire, dans les fentes, mais dans la substance des feuillets : » C'est-à-dire à l'intérieur des faisceaux musculaires composés et plats que HENLE décrit sous le nom de feuillets dans la paroi des ventricules. Il ajoute : « J'ai dit que les feuillets musculaires, à partir de la surface de coupe, sont lisses et séparables jusqu'à une certaine profondeur. La résistance que l'on rencontre si l'on veut poursuivre plus loin cet isolement, vient de ce que, de distance en distance, ils s'envoient des anastomoses ; de telle sorte qu'aucun des feuillets ne conserve son individualité sur une grande étendue, et que, sur chaque coupe verticale, les fibres paraissent en quelque sorte groupées en feuillets d'une manière nouvelle. » — Les fentes étant les interlignes de ces feuillets, il est facile de s'imaginer maintenant comment Henle concevait leur distribution et leur ordonnance réciproques dans le myocarde ventriculaire. Il ne concluait certes pas qu'il s'agissait là d'espaces lymphatiques. Il disait seulement : « Là où, dans le sillon longitudinal antérieur et postérieur, les fibres ou les feuillets [musculaires] s'écartent les uns des autres pour laisser les branches des vaisseaux coronaires pénétrer dans la substance du cœur, il y a des lacunes qui sont lisses jusqu'à une certaine profondeur et entourées de fibres annulaires, lesquelles, si elles se contractent simultanément avec les autres fibres musculaires, doivent fermer les vaisseaux. Les fentes entre les plaques [feuillets] musculaires des ventricules sont revêtues de cellules endothéliales et (d'après SCHWEIGGER-SEIDEL) sont en connexion avec les vaisseaux lymphatiques sous-péricardiques. »

Conception erronée de SCHWEIGGER-SEIDEL et EBERTH.

C'est donc à SCHWEIGGER-SEIDEL et à EBERTH, et non pas à HENLE, qu'il faut rapporter la conception qui fait des fentes intermusculaires, simplement décrites par HENLE comme telles, un système de fentes ou de crevasses lymphatiques. Mais DURAND (1879) a fait voir, tout d'abord, que cette conception est erronée. Il n'existe présentement, en histologie, qu'un seul et unique moyen de savoir si un espace quelconque, compris au sein d'un tissu, répond ou non à un espace lymphatique : c'est de montrer qu'il est limité ou non par un endothélium non pas quelconque, mais par l'endothélium caractéristique, découpé en jeu de patience, des capillaires, sinus et sacs lymphatiques. La marche des injections au bleu de Prusse ne prouve rien, sinon qu'il y a des espaces remplissables d'où, par rupture de l'endothélium qui n'offre aucune résistance aux agents physiques, le liquide peut ensuite

passer dans les voies lympathiques réelles. Cela est bien certain et admis présentement par tous les histologistes.

Les fentes de Henle ne sont pas des cavités lymphatiques.

Cela posé, quand on fait (Durand, 1879) une injection interstitielle de nitrate d'argent par piqûre dans le myocarde, on développe avec la plus grande facilité les fentes de Henle, et la solution imprègne au passage l'endothélium des vaisseaux qui traversent ces mêmes fentes. Cet endothélium affecte les caractères bien connus de celui des vaisseaux sanguins et il n'apparaît jamais festonné comme celui des lymphatiques, excepté dans un seul cas. Dans les grandes fentes de Henle sous-péricardiques, en même temps que les vaisseaux sanguins, il s'engage souvent des traînées de vésicules adipeuses. Soit au sein de ces dernières, soit même à côté des vaisseaux sanguins, on voit quelquefois — mais rarement — se projeter un capillaire lymphatique, prolongement d'un des lympathiques sous-péricardiques. C'est, comme ces derniers, toujours un capillaire. Après un trajet très variable, mais jamais très étendu, on le voit se terminer au sein du tissu conjonctif de la fente de Henle par une ampoule close ou une pointe effilée (1). Profondément, on ne trouve dans les fentes de Henle d'autres vaisseaux que des vaisseaux sanguins. Les fentes de Henle, sauf à toute petite distance du péricarde viscéral, ne renferment donc point de vaisseaux lymphatiques compris dans l'écartement de leurs parois.

Causes d'erreur dans les imprégnations d'argent.

Ces parois elles-mêmes ne sont pas non plus des surfaces lymphatiques. Si l'on a soin de fixer les fentes de Henle à l'état de développement maximum à l'aide d'une injection interstitielle de mélange osmio-picro-argentique, on voit en leur milieu des vaisseaux sanguins béants et dont l'endothélium est imprégné d'argent avec une régularité parfaite. Puis, à distance d'eux, on peut observer les parois de la fente, répondant aux plans de tissu conjonctif fasciculant qui interceptent celle-ci par leurs adossements. La plupart du temps, cette paroi n'est le siège d'aucune figuration qu'on puisse rapporter à un endothélium non pas lymphatique, mais même quelconque. Plus rarement, chacune des parois montre bien alors un dessin grossièrement endothéliforme ; mais ce dessin répond à tout autre chose qu'à l'im-

(1) Nous avons pu faire cette constatation sur des myocardes dont les fentes de Henle avaient été remplies par une injection de mélange osmio-picro-argentique. Ce réactif fixe les parties à l'état de distension et, du même coup, imprègne toutes les formations endothéliales ou épithéliales, ou encore les minces lignes de ciment ou de substance collagène intermédiaires aux éléments cellulaires. Cette dernière observation est, dans l'espèce, importante pour le cas particulier qui nous occupe ici.

prégnation d'un plan endothélial par l'argent. En tout cas, il ne reproduit pas les traits essentiels d'un endothélium lymphatique. Il résulte simplement de ce que la solution argentique, ayant atteint les parois de la fente de Henle, a imprégné le plan de fibres myocardiques toutes au contact entre elles et étalées en nappe qui sont au-dessous. Sur ce plan de fibres musculaires, les traits d'Eberth se marquent de distance en distance (Durand, 1879) et donnent lieu à l'apparition d'un système de lignes entrecoupées qui, à première vue, peut en imposer pour un endothélium. De là vient sans doute l'erreur d'Eberth, mais un examen attentif permettra de l'éviter aisément (J. Renaut, 1893). Il peut y avoir également une autre cause d'erreur.

Il est facile de reconnaître que, sur de grandes fentes de Henle occupées, par exemple, par un grand vaisseau veineux qui en remplit dans le plan d'une coupe la presque totalité, il part de la lame mince fibreuse du tissu fasciculant qui limite la fente, une série de cloisons connectives qui s'en dégagent pour ensuite se poursuivre à l'intérieur du faisceau de fibres myocardiques que limite la fente de Henle. Ce sont des cloisons minces dont nous parlerons un peu plus loin à propos de la formation connective intrafasciculaire. Et quand les fibres myocardiques adjacentes à la fente ne se présentent pas en longueur, mais obliquement ou bien en se coudant, de telles cloisons minces, formées chacune par une lame ténue de substance collagène, se présentent, vues de champ, en formant par leur ensemble une série de polygones. Le nitrate d'argent se réduisant facilement sur les bandes minces de substance collagène, les interlignes de ces cloisons peuvent, sous un faible grossissement, en imposer pour des traits de ciment interépithélial.

Il n'y a pas d'endothélium lymphatique sur les parois des fentes.

Quoi qu'il en soit, il n'apparaît jamais, sur tout le pourtour des fentes de Henle et reposant sur leurs parois, de plan endothélial formé d'éléments découpés en feuille de chêne ; c'est-à-dire *qu'il n'y a point là d'endothélium lymphatique.* — On remarquera que, les vaisseaux sanguins ayant leurs endothéliums imprégnés d'argent sur tout le parcours qu'ils poursuivent à l'intérieur de la fente, et les plans musculaires doublant les parois de cette même fente montrant les traits scalariformes de leurs fibres également imprégnés d'argent, *il ne peut pas y avoir entre ces deux imprégnations régulières un endothélium lymphatique.* Dans ce dernier cas, en effet, il n'aurait pas échappé à l'action du réactif argentique.

Nous admettrons donc, comme Durand en 1879, et ainsi que nous l'avons continué de faire depuis (J. Renaut, 1893), que les fentes de

Henle ne sont pas des cavités lymphatiques. Ce sont des espaces occupés par le tissu conjonctif lâche et par les vaisseaux de distribution en voie de marche. Ces espaces sont limités par les adossements plus ou moins larges ou resserrés des feuillets fibreux du tissu fasciculant, disposés au pourtour de chacun des faisceaux musculaires myocardiques complexes (feuillets myocardiques de Henle), et individualisant chacun d'eux à sa périphérie et sur son pourtour.

C. Formation conjonctive intrafasciculaire. — Examinons maintenant la façon dont se comporte le tissu conjonctif dans les faisceaux musculaires secondaires du myocarde, enveloppés et individualisés par les gaines fasciculantes que nous venons de décrire.

A l'intérieur des faisceaux de fibres myocardiques séparés les uns des autres par les fentes de Henle et individualisés par les minces feuillets de la formation cloisonnante qui circonscrit chacun d'eux, le tissu conjonctif se poursuit. Il dessine des cloisons plus minces au fur et à mesure qu'elles circonscrivent des groupes plus petits de fibres musculaires, comme l'a indiqué très exactement Ranvier (1880). Ce sont là les feuillets bien connus du *périmysium interne*. Dans les voies formées par les adossements de ces feuillets, s'engagent les vaisseaux sanguins destinés à la vascularisation de chaque faisceau. Ce sont là donc de vraies fentes de Henle en miniature, renfermant les petits vaisseaux artériels et veineux plongés dans un tissu conjonctif lâche et délicat, dont les éléments sont naturellement orientés dans le sens de marche de ces mêmes vaisseaux. Et de même que pour les feuillets extrafasciculaires du tissu fasciculant, on observe non pas des gaines continues et cylindroïdes, mais un concours des feuillets périmysiaux délicats entre eux, interceptant un feuilletage général ou, — comme on dit — un système de tentes dans les intervalles des groupes de fibres myocardiques. Cette disposition est commandée par les incessants passages des travées formées par les plus petits fascicules musculaires, d'un plan à l'autre pour intercepter la disposition grossièrement rétiforme du muscle cardiaque au sein même des faisceaux secondaires de celui-ci. On se rend très bien compte de ce dispositif sur une coupe transversale d'un pilier moteur valvulaire fixé par l'alcool fort. et dont le tissu conjonctif a été coloré au bleu de méthyle acide, par la méthode usitée pour mettre en évidence, par exemple, la tramule du tissu conjonctif (J. Renaut, 1903).

Etude du tissu conjonctif intrafasciculaire coloré par le picro-bleu.

Sur les coupes très minces, faites après fixation soit par l'alcool fort, soit par le sublimé acétique, puis colorées très électivement par

le picro-bleu de G. Dubreuil, tandis que les noyaux, musculaires et autres, ont été colorés par le rouge d'acridine, on peut observer des détails encore plus intéressants et qui, d'autre part, semblent nouveaux. Ils ont trait à la façon dont les formations connectives se comportent, par rapport aux fibres myocardiques elles-mêmes, prises individuellement au sein des fascicules les plus petits : ceux qu'elles forment par leur réunion en ordre parallèle à leur sens de marche commun dans un fascicule pris en particulier. — *fig. 34.*

Sur les coupes très minces et rigoureusement transversales, on voit, dans les intervalles des fibres myocardiques sectionnées en travers, les capillaires sanguins coupés transversalement ou obliquement. La paroi propre de chacun d'eux, doublée en dedans par les cellules endothéliales, apparaît teinte électivement en bleu pur, avec la réaction histochimique d'une formation connective. Cette paroi propre est donc connective. Elle est absolument amorphe. Il s'en détache un système de lamelles connectives aussi, teintes en bleu et formées par la substance fondamentale du tissu conjonctif au sein de laquelle sont ou non noyés de fins faisceaux conjonctifs ou des fibres tramulaires. Et à la périphérie de chacune des fibres myocardiques, ces lames minces se fondent en une membrane connective enveloppante, renfermant rarement, noyées dans son épaisseur, des fibrilles connectives d'ordre tramulaire. Plus ordinairement elles restent amorphes. Chaque membrane enveloppante dessine *autour de chaque fibre myocardique un manchon, constitué par une pellicule connective d'une minceur extrême.*

Les manchons connectifs pellucides.

Ce manchon circonscrit, en règle, la fibre myocardique sur tout son pourtour ; mais le plus souvent il n'est adhérent à sa surface que dans une partie de son étendue. A un point donné il s'en détache et flotte à distance. Il se comporte à l'égard de la fibre musculaire comme une manche d'habit, qui en certains points touche le bras, et sur d'autres points n'y touche pas. Là où il s'écarte, sa paroi va rejoindre les lames connectives figurées, fibrillaires ou non, qui occupent l'intervalle des fibres et se relient, soit aux capillaires sanguins, soit aux manchons qui enveloppent les fibres à droite et à gauche, ou en avant et en arrière, et qui eux-mêmes limitent par suite l'intervalle.

Quand les fibres myocardiques ont été coupées en long sur un parcours suffisamment étendu, on reconnaît aisément que ces manchons — que nous appellerons désormais *manchons connectifs pellucides*, — longent la surface des fibres d'abord sur une certaine étendue et souvent même alors sur tout son pourtour, pour ensuite s'en détacher à angle vif en laissant sa surface nue, et rentrer dans le système de

lamelles qui cloisonnent l'espace conjonctif; ou bien, traversant celui-ci, ils vont s'accoler à la surface d'une autre fibre myocardique et la suivre un certain temps pour la quitter plus loin, etc. Ainsi de suite (1).

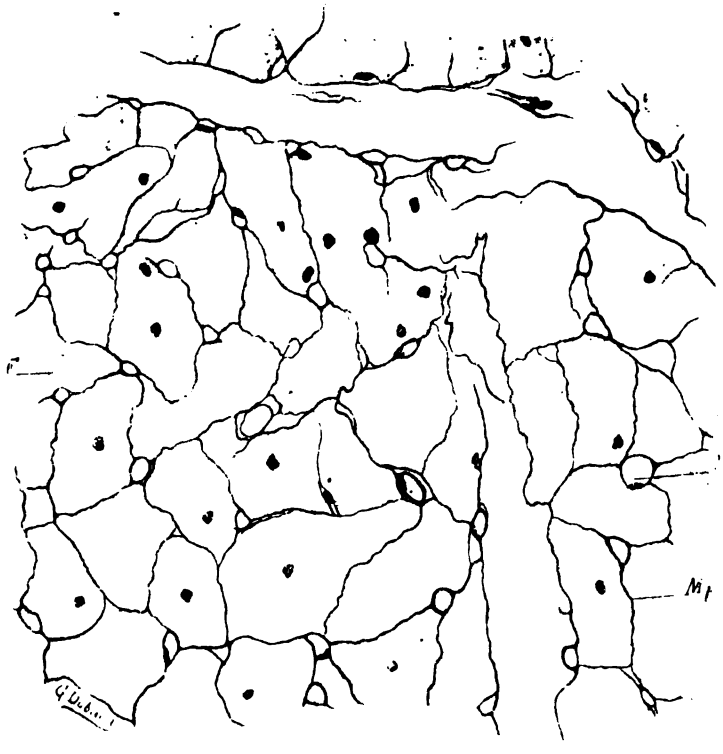


fig. 34. — Coupe transversale du myocarde du Mouton adulte. — (Fixation à l'alcool fort; coloration au rouge d'acridine et au picro-bleu de DUBREUIL).

F, Fibres musculaires coupées en travers; — M*p*, manchons pellucides; V, vaisseaux sanguins.

Préparation originale. Obj. de 1/12 à immersion homog. de Nachet; ocul. compens. n° 4. Projection sur la table de travail. — (Réduction de un tiers).

Le manchon pellucide n'est pas un sarcolemme.

Le « manchon pellucide » des fibres myocardiques est non pas un sarcolemme, mais bien une formation conjonctive, qui a pour homologue exact le manchon tout à fait semblable décrit par LAGUESSE (1904) autour des faisceaux primitifs, (c'est-à-dire des fibres musculaires) du muscle psoas du Cheval et aussi de l'Homme. Il constitue

(1) MINERVINI (*travail cité*) avait entrevu il y a déjà plusieurs années le dispositif que nous venons de décrire. Comparez également notre description et la *fig. 34*, avec la description et la figure déjà données par v. EBNER, dans la dernière édition allemande de KOELLIKER.

l'élément du tissu conjonctif modelé, fasciculant des masses musculaires. Dans un muscle tel que le psoas, il est facile de le distinguer du sarcolemme, ici distinct et continu sur la surface entière des fibres striées. Dans le myocarde, il s'en distingue moins facilement; et nous sommes même convaincus qu'il a été souvent confondu avec un sarcolemme par M. Heidenhain et aussi par Marceau.

Sur une préparation faite au picro-bleu et où l'élection a été obtenue parfaite, les fibres myocardiques sont teintes en vert bleuâtre et toutes les formations connectives, ainsi que le manchon pellucide, le sont en bleu lumineux et pur. Là où le manchon quitte la fibre, on voit très bien que celle-ci est nue, ou plutôt bordée par la ligne dense de sarcoplasma marginal que nous avons désignée sous le nom d'exosarcoplasme et qui se festonne entre les disques d'Amici consécutifs. — Là où au contraire le manchon est exactement jointif à la fibre, il lui adhère en suivant les festons dans chaque rentrant desquels il adhère plus fort. — Si alors la fibre est rompue sur ce point et se rétracte sur le manchon, celui-ci, plus épais au niveau des rentrants, apparaît plus coloré à ce niveau. Il semble par suite avoir emporté avec lui l'extrémité des disques minces, et être là un sarcolemme vrai. Ceci explique notamment comment Marceau (1903-*c*) a admis que ce qu'il appelle, avec M. Heidenhain, le sarcolemme des fibres cardiaques contracte des adhérences avec le tissu conjonctif intrafasciculaire et avec les capillaires sanguins. Et ceci donne également l'explication de cet autre fait, signalé par Glaser (1898), que le sarcolemme n'est pas visible autour de *toutes* les fibres cardiaques. Pour qu'il en soit ainsi, il suffit en effet qu'une coupe mince ait intéressé cette fibre myocardique en un segment que le manchon pellucide n'enveloppe qu'à distance. Il est également aisé maintenant de comprendre la signification de ce que M. Heidenhain appelle le « sarcolemme intermédiaire ». Le sarcolemme intermédiaire répond tout simplement au prolongement du manchon pellucide dans une fente longitudinale ou très étroite, ou encore incomplète.

Les fibres musculaires cardiaques n'ont pas de sarcolemme vrai.

Les faits que nous venons d'exposer éclairent, nous semble-t-il, d'une vive lumière la question encore si controversée du sarcolemme des fibres cardiaques. Il en ressort que celles-ci, en fait de formation limitante, ne possèdent rien autre chose que la ligne marginale mince et plus dense de leur sarcoplasma, devenu là et par leur travers dans les lignes de leurs disques minces ce que nous avons désigné sous le nom d'exosarcoplasme. Les fibres musculaires cardiaques n'ont, en réalité, point de sarcolemme.

D'autre part, le tissu conjonctif intrafasciculaire du myocarde nous apparaît, de par ces mêmes faits, avec des caractères nouveaux. C'est une variété du tissu conjonctif modelé et non pas une formation du tissu conjonctif lâche. Il est en effet constitué par des éléments lamellaires, au niveau desquels se disposent les cellules fixes rameuses et au sein desquels se déploient les faisceaux conjonctifs et les fibrilles tramulaires.

Le tissu conjonctif intrafasciculaire est une variété du tissu conjonctif modelé.

Ceci ne veut pas dire que ce tissu ne soit pas une voie de la nutrition largement ouverte, tant à la pénétration des cellules migratrices qu'à celle des substances, même colloïdes, jusqu'au pourtour immédiat des fibres musculaires cardiaques. Durand a en effet montré qu'une injection interstitielle d'une solution tiède de gélatine remplit tout à la fois et sans déranger aucunement l'ordonnance du tissu conjonctif, d'une part les fentes de Henle d'où elle passe dans les lymphatiques sous-péricardiques, d'autre part les intervalles des fibres myocardiques qu'elle entoure individuellement en les séparant largement les unes des autres. Telle est aussi la répartition de l'œdème dans le myocarde ; et telles sont les limites aussi de la pénétration des différents plasmas nutritifs. On voit de cette façon que, bien que le tissu conjonctif reste un cas particulier du tissu connectif modelé, il n'en a pas moins, sous cette forme, l'aptitude à constituer une voie facile et largement même développable des échanges nutritifs des divers ordres.

Nous ferons remarquer, toutefois, que cette façon d'envisager le tissu conjonctif intrafasciculaire du myocarde semble destinée à prendre, en anatomie pathologique tout particulièrement, une réelle importance : — ne fût-ce qu'au point de vue du mécanisme de la production des scléroses cardiaques, qui désormais apparaîtront comme évoluant, — et peut-être à cause de cela plus facilement, — au sein d'une formation appartenant normalement en propre au tissu conjonctif modelé, si facilement transformable en tissu fibreux proprement dit par l'effet d'une simple flexion morphologique.

D. Dispositif élastique du myocarde. — Nous avons vu que l'anneau fibreux des orifices auriculo-ventriculaires est un foyer précoce de développement du tissu jaune élastique. D'autre part, chacun sait que le péricarde et l'endocarde renferment des formations élastiques développées et importantes. Cela posé, les fibres et les réseaux élastiques de l'endocarde se poursuivent-ils dans le myocarde, et ceux des foyers des anneaux fibreux s'y prolongent-ils pour prendre part à la

constitution de la charpente connective qui lui est propre ? Il semble que jusqu'au travail relativement récent de L. Seipp (1895) seul Schenk avait répondu positivement à cette question, et Martinotti, de son côté (tous les deux cités par Seipp), avait décrit des fibres élastiques entre les faisceaux musculaires myocardiques.

Recherches de Seipp.

Seipp a étudié le tissu élastique par la méthode de l'orcéine sur le cœur de l'enfant nouveau-né. Cet objet d'étude avait l'avantage de permettre la poursuite du tissu élastique dans toutes les parties d'un seul et même organe de dimensions restreintes, mais non pas peut-être de conclure de là au dispositif existant dans le myocarde adulte. On sait, en effet, que la production du tissu élastique au sein des formations du tissu conjonctif marque le plus souvent l'étape supérieure et clôturale du développement de ces dernières.

Pas d'éléments élastiques propres dans le myocarde ventriculaire.

En tout cas, Seipp affirme catégoriquement que *le myocarde proprement dit des ventricules ne renferme aucun élément élastique qui lui appartienne en propre*. Les éléments élastiques qu'on y rencontre appartiennent seulement à l'adventice des vaisseaux cardiaques. Ils pénètrent avec ces vaisseaux, de l'épicarde où le dispositif élastique est très développé et bien connu, dans les fentes de Henle sous la forme d'un réseau de très fines fibres élastiques. On les suit jusqu'au voisinage des vaisseaux sanguins de petit calibre qui se distribuent dans les espaces intrafasciculaires myocardiques, mais ils ne s'y poursuivent pas avec eux. Entre les fibres myocardiques, on ne voit jamais de réseaux élastiques ni même de fibres élastiques isolées, issus soit du péricarde soit de l'endocarde, s'enfoncer dans le tissu musculaire proprement dit. Les éléments élastiques de l'endocarde sont même séparés du muscle par une limite tout à fait tranchée [consistant en chacun des feuillets fibreux du tissu fasciculant qui individualise les faisceaux musculaires du myocarde].

Présence et distribution des éléments élastiques dans les oreillettes.

Il en est tout autrement dans les oreillettes. Dans leur myocarde proprement dit, prennent place non seulement une quantité considérable de fibres élastiques satellites des vaisseaux cardiaques et comprises dans leur adventice, et que l'on peut en partie suivre entre les faisceaux musculaires ; mais encore on trouve partout des fibres et des plexus ou réseaux de fibres élastiques de dimensions variables, qui marchent indépendamment des vaisseaux sanguins dans le tissu conjonctif interstitiel entre les fibres musculaires. La connexion entre ces formations élastiques et celles de l'endocarde, et plus particulièrement du péricarde, est toujours et partout facilement démontrable. Les fibres élastiques sont souvent là très délicates, d'une finesse parfois

échappant à la mensuration. La coloration par l'orcéine les peut seule mettre en évidence sous forme de filaments bruns quelquefois d'une délicatesse infinie.

Au niveau des sinus, dépourvus de substance musculaire, situés entre les muscles pectinés auriculaires, le péricarde et l'endocarde, adossés l'un à l'autre, constituent toute la paroi. Sur ces points, les éléments élastiques assez grossiers des deux membranes sont si intimement unis, qu'il est absolument impossible de séparer ce qui appartient à l'endocarde de ce qui dépend de l'épicarde. De même, dans les sinus des deux auricules, il existe un réseau, ici composé de fibres élastiques très fines, commun à l'endocarde et à l'épicarde et constituant la partie la plus importante de la paroi. Par contre, le mince myocarde des auricules est extraordinairement pauvre en fibres élastiques. A ce point de vue, il se rapproche du myocarde ventriculaire. En somme, il y a environ dix fois plus d'éléments élastiques dans les oreillettes (surtout la gauche) que dans les ventricules, et ces éléments s'y disposent souvent en membranes élastiques fenêtrées.

Tout ce riche système de fibres et de réseaux élastiques de l'oreillette se continue, sans limite tranchée, avec le dispositif élastique des grosses veines qui débouchent dans les cavités auriculaires ; tandis que les éléments élastiques de l'épicarde ventriculaire se perdent dans la région du cône artériel, sans du tout se continuer avec ceux de l'adventice de l'aorte et de la pulmonaire. En revanche, les éléments élastiques de l'épicarde reçoivent de l'adventice des vaisseaux coronaires un apport considérable.

Tissu élastique des anneaux fibreux et des valvules.

Les anneaux fibreux, veineux et artériels sont, chez le nouveau-né, très pauvres, chez l'adulte, au contraire, très riches en fibres élastiques. La couche fondamentale fibreuse de toutes ces valvules cardiaques, qui naît des anneaux fibreux valvulaires, non plus que la lame valvulaire elle-même dans toute son étendue, ne possèdent pas de fibres élastiques chez le nouveau-né. Mais le dispositif élastique se développe ultérieurement. Chez l'adulte, les éléments élastiques de la lame valvulaire naissent de ceux des anneaux fibreux et aussi de la lame endocardique qui double les valvules. Il sont toujours plus développés sur la surface qui se trouve le plus fortement tendue au moment de l'occlusion : *face auriculaire* des valvules auriculo-ventriculaires droite et gauche ; *face ventriculaire* des valvules sigmoïdes pulmonaires et aortiques.

Couche élastique sous-endocardique.

Enfin, la couche élastique sous-endocardique, extrêmement développée sur la paroi des deux ventricules et dont nous avons suffisam-

ment parlé à propos de la gaine des fibres de Purkinje, subit, chez le nouveau-né, une véritable interruption de sa continuité au niveau des valvules, tant auriculo-ventriculaires que sigmoïdes. Entre les deux nappes élastiques sous-endocardiques, elle se rétablit toutefois lentement pendant la période de croissance.

Dispositif élastique intra-musculaire.

Le travail de Seipp est très intéressant, en ce sens qu'il établit un point de départ à la distribution générale des formations élastiques au sein du myocarde. Toutefois, il subsiste, au sujet de certaines de ses assertions, des incertitudes. Melnikow-Raswedenkow (1879) fait observer qu'outre les fibres élastiques dont on peut constater l'existence, chez le nouveau-né, tant dans l'épicarde que dans l'endocarde, on en trouve aussi partout où, dans les septa conjonctifs du myocarde, passent des vaisseaux sanguins de calibre plus ou moins considérable. Par contre, les intervalles des fibres musculaires sont dépourvus de tissu élastique. Cependant, on trouve dans ces espaces des fibres élastiques chez l'adulte.

D'accord avec Seipp, l'auteur a constaté que, tant chez le nouveau-né que chez l'adulte, le tissu élastique est plus abondamment répandu dans les oreillettes.

Il émet également, au sujet de la charpente conjonctive et élastique du cœur, l'opinion suivante : pour lui, les vaisseaux coronaires qui se ramifient dans le myocarde forment la souche fondamentale du squelette connectif de ce dernier et sont, en même temps, l'origine du tissu élastique.

Entre l'endocarde et le péricarde, courent des septa collagènes élastiques, renfermant des ramifications vasculaires et formant un réseau dans les mailles duquel sont logées les cellules musculaires enlacées par de fines fibres élastiques.

A.-E. Smirnow (1889) affirme, de son côté, que, chez l'Homme et le Chat, non seulement il pénètre des fibres élastiques fines dans les intervalles des faisceaux musculaires du myocarde, mais que le dispositif élastique se prolonge à l'intériuer de ces mêmes faisceaux entre les fibres myocardiques.

Les faisceaux musculaires renferment une quantité considérable de fibres élastiques au niveau des points où ils s'insèrent sur les cordelettes tendineuses des valvules auriculo-ventriculaires ou sur les anneaux fibreux.

Points encore à élucider.

Comme on le voit, le point qui reste à élucider consiste à savoir si, oui ou non, il existe un dispositif élastique au pourtour des fibres myocardiques. Avec les méthodes actuelles, cette question peut être,

semble-t-il, aisément résolue par tout histologiste qui éprouverait le besoin de se documenter à cet égard (1).

§ 2. — Vaisseaux sanguins du myocarde.

Chez les Mammifères et chez l'Homme, le myocarde renferme un grand nombre de vaisseaux sanguins (artères, capillaires et veines), dont l'anatomie descriptive est bien connue. Nous n'avons à nous occuper ici de ces vaisseaux, qu'au point de vue des particularités histologiques qu'ils peuvent présenter.

Artères de distribution.

Les grands vaisseaux artériels de distribution viennent des artères coronaires. Une particularité intéressante de ces dernières artères a été indiquée il y a quelques années par Colucci (1897). Il a trouvé d'abord chez le Bœuf, puis ensuite chez l'Homme et divers Mammifères, que les cellules musculaires lisses des coronaires affectent autour de ces vaisseaux un trajet spiral très nettement accusé. L'auteur en a conclu qu'il doit résulter de là des conséquences physiologiques par-

(1) Rizzo (1901) a suivi le *développement des fibres élastiques dans le cœur du Poulet* :

1° Les premiers faisceaux élastiques de l'épicarde apparaissent à la fin du huitième jour de l'incubation. La couche élastique de l'épicarde est plus épaisse sur l'oreillette que sur le ventricule, et plus épaisse sur le cœur droit que sur le gauche.

2° Les premières fibres élastiques délicates de l'endocarde apparaissent dans l'oreillette, chez les embryons, à la fin du neuvième jour ; dans le ventricule, seulement le onzième jour. Finalement, les oreillettes, et surtout la gauche, présentent une couche élastique endocardique plus épaisse que les ventricules qui, de leur côté, ne se distinguent en rien.

3° Dans le myocarde, outre les fibres élastiques qui accompagnent les vaisseaux et qui apparaissent le neuvième jour, il en existe aussi dans le ventricule, mais particulièrement dans les trabécules des oreillettes, où elles vont, à travers les faisceaux musculaires, de l'endocarde à l'épicarde.

4° Dans le bulbe artériel, la formation des éléments élastiques commence au quatrième jour, avant que l'aorte et la pulmonaire soient séparées.

5° Du stratum élastique du bulbe, des fibres vont au septum longitudinal. Dans le ligament aortico-pulmonaire (trousseau fibreux unissant les deux gros vaisseaux), se trouvent des fibres élastiques qui passent d'une paroi vasculaire à l'autre.

6° Dans les valvules semi-lunaires, les premières fibres élastiques apparaissent le neuvième jour.

7° Les anneaux fibreux renferment des éléments élastiques nombreux à arrangement circulaire ; ils sont plus forts chez l'embryon que plus tard où, par conséquent, ils diminuent de nombre.

8° .....

9° Dans l'ostium auriculo-ventriculaire gauche, les premières fibres élastiques apparaissent le septième jour.

10° En même temps, elles se montrent dans les valvules de cet orifice, etc.

11° Dans l'ostium auriculo-ventriculaire droit, il n'existe qu'un demi-anneau fibreux latéral, etc.

12° En général, les fibres élastiques sont plus fortes chez l'embryon que chez le Poulet adulte dans les régions du cœur où se développe un tissu conjonctif épais (anneaux fibreux, valvules) ; plus faibles, par contre, et n'augmentant que plus tard de calibre, dans les régions où le tissu conjonctif ne prend pas un caractère compact, comme dans l'épicarde et l'endocarde.

ticulières, et notamment, « l'occlusion des artères coronaires pendant la systole ».

Nous n'avons pas vérifié si le fait énoncé par Colucci est, en effet, particulier aux artères coronaires ou plutôt — faudrait-il dire — plus accusé chez elles que chez les autres artères du type musculaire. En tout cas, il importe de faire remarquer que l'ordonnance spirale, effectivement des plus favorables à la rapide contraction du vaisseau artériel, se réalise toutes les fois qu'il s'agit d'une artère du type musculaire commandant des territoires où le régime circulatoire est variable. Elle est constante dans les artérioles terminales, qui commandent des réseaux capillaires devenant toujours alternativement des aires de pleine circulation et des aires de circulation réduite : et cela en vue de la variation même des actes nutritifs interstitiels — laquelle variation est, de fait, incessante (J. Renaut, 1893). On peut en tout cas conclure des recherches de Colucci que les coronaires sont, avant tout, des artères du type musculaire le plus élevé. On pourra déduire de là, le cas échéant, un certain nombre de corollaires physiologiques ou anatomopathologiques intéressants.

Veines de distribution.

Quand les branches artérielles de distribution s'engagent dans les grandes fentes de Henle, au sein du tissu conjonctif lâche et souvent cellulo-adipeux qui occupe ces dernières, elles y sont souvent accompagnées de veines de distribution d'ordre correspondant ; et entre les deux il peut s'établir des réseaux de capillaires décurrents dont certains affectent le type particulier au tissu conjonctif, (c'est-à-dire le type « limbiforme »). Ce sont ces réseaux qui peuvent devenir le siège de la transformation du tissu conjonctif en pelotons adipeux, et et qui forment de la sorte, pour ainsi dire, l'origine et la racine de la surcharge adipeuse intertitielle du myocarde.

Petites artères.

Les vaisseaux artériels de distribution se divisent et se subdivisent, sur leur parcours dans les fentes de Henle, pour donner naissance aux petites artères qui abordent les faisceaux musculaires en franchissant les gaines fibreuses fasciculantes de ceux-ci, pour se résoudre au delà en un réseau de capillaires destiné aux fibres myocardiques et régnant dans les intervalles de celles-ci. A ce propos Heynemann (1895), fait remarquer que fréquemment de très petits capillaires, pénétrant les faisceaux musculaires, proviennent directement de grosses artères qui les émettent sur leur voie de marche.

Capillaires sanguins.

Une fois parvenus dans les faisceaux musculaires, les petits vaisseaux artériels, et avec eux les capillaires directs dont il vient d'être question, interceptent par leur concours des dispositions en réseau

étudiées déjà depuis longtemps par Hyrtl, et tout à fait comparables à celles qu'ils affectent dans les muscles fasciculés ordinaires, bien qu'ici les fibres musculaires, au lieu d'être toutes parallèles entre elles, soient ramifiées et devenues anastomotiques en réseau. Les capillaires décrivent des mailles, parallèles à la direction des fibres rameuses et réunies par des anastomoses transversales. L'écartement des mailles capillaires, qui dessinent des parallélogrammes ou des trapèzes, est ici moindre que dans les muscles striés ordinaires. Chaque branche musculaire du réseau myocardique est, en effet, enfermée individuellement, pour ainsi dire, dans un panier de capillaires sanguins. Les artérioles et les veinules pénètrent dans chaque fascicule de fibres rameuses perpendiculairement à la direction de ces fibres. Puis les artérioles s'épanouissent, brusquement, en un bouquet de capillaires coudés presque à angle droit et se dirigeant, en sens opposé, vers les extrémités du faisceau de fibres. D'une manière générale, le réseau capillaire myocardique, n'était la petitesse de ses mailles, pourrait être comparé à celui d'un muscle rouge ordinaire. Mais on ne trouve plus ici de dilatations ampullaires à l'origine des capillaires veineux telles qu'il en existe dans les muscles rouges, Heynemann a toutefois signalé l'existence d'une disposition particulière aux points où plusieurs fibres myocardiques s'adossent, pour former de petits éléments de fasciculation spéciale au sein du faisceau musculaire entier. Ces petits groupes seraient entourés et comme lâchement ficelés par des capillaires spiraux constituant un dispositif favorable à l'accumulation du sang pendant les mouvements. La contraction du cœur se maintenant durant un temps très court et s'effectuant ou exactement, ou à très peu près en une seule secousse, la nécessité de réservoirs placés sur le trajet des capillaires en vue de l'accumulation du sang n'existe d'ailleurs à peu près pas ici, contrairement à ce qui a lieu dans les muscles rouges.

Dispositions capillaires spirales.

Ranvier (1880) avait, il y a longtemps déjà, décrit une disposition hélicine des branches vasculaires sanguines au sein des faisceaux musculaires du cœur. On retrouve aisément cette disposition quand, après avoir injecté les vaisseaux cardiaques par les méthodes ordinaires, on laisse le cœur revenir lentement sur lui-même pendant que l'injection se refroidit dans les vaisseaux. Mais lorsqu'on a eu soin de fixer net le tissu musculaire cardiaque, aussitôt l'injection faite, par exemple au moyen de l'alcool fort, les fibres myocardiques y sont fixées à l'état de repos et, comme l'a montré P. A. Durand (1879), les branches des mailles vasculaires qui les circonscrivent se

Raison d'être de l'apparence hélicine des capillaires.

montrent absolument rectilignes. Elles sont en réalité droites et tendues quand le myocarde est au repos; elles se replient en hélice quand il se contracte : et alors, en fait, la circulation capillaire intrafasciculaire se trouve momentanément réduite.

Les capillaires sanguins occupent toujours les intervalles des fibres musculaires.

Il est très facile de voir, sur un myocarde bien injecté dont les faisceaux musculaires ont été sectionnés en minces coupes transversales, ou même sur de telles coupes faites sur un myocarde non injecté mais bien fixé, que les capillaires sanguins occupent non seulement toujours les intervalles des fibres myocardiques, mais qu'ils en sont le plus ordinairement assez largement séparés par les minces formations lamellaires qui, partant de leur membrane propre, vont rejoindre les manchons pellucides entourant chaque fibre musculaire individuellement. Toutefois il arrive assez souvent que, sur un certain parcours, un capillaire est en partie compris dans le manchon pellucide qui de son côté adhère à la surface de la fibre musculaire. En tout cas, on n'a jamais pu observer la pénétration d'un vaisseau sanguin dans l'épaisseur même d'une fibre myocardique de façon à devenir *intérieur* à cette dernière.

Meigs (1898), cependant, aurait fait cette observation sur des préparations de deux cœurs différents d'Hommes adultes, dont l'un avait été injecté. Il vit, (dit-il) que certaines fibres musculaires étaient abordées par leur plein, puis traversées par des capillaires sanguins. Il n'a jamais constaté chez l'embryon cette disposition, et ne peut déterminer exactement le moment où elle apparaît chez l'adulte. Il considère comme vraisemblable que les capillaires sanguins peuvent arriver à être englobés par les fibres cardiaques peu à peu et que, peut-être, l'accumulation du pigment (qui ne se produit que chez les sujets âgés de plus de dix ans) aux pôles des noyaux musculaires, est en rapport avec ce processus d'inclusion des vaisseaux sanguins par les fibres myocardiques. Nous devons dire immédiatement que Meigs ne fournit, à l'appui de sa manière de voir, ni figures démonstratives, ni même de description parfaitement claire. Il est extrêmement probable qu'il a en effet observé des capillaires *paraissant* de prime abord inclus dans l'épaisseur des fibres cardiaques, mais en réalité occupant le fond des gouttières profondes qui si souvent courent à la surface de celles-ci, et donnent à leur coupe transversale la figure d'un fer à cheval à extrémités plus ou moins rapprochées de manière à presque le fermer en cercle.

Veinules.

En dehors de là Meigs attire l'attention sur une autre particularité, spéciale selon lui aux réseaux vasculaires sanguins du myocarde; c'est

à savoir que dans l'épaisseur des faisceaux musculaires, on n'observe aucune veine satellite des artérioles qui s'y épanouissent en capillaires sanguins, mais seulement, des capillaires vrais de diamètre très considérable qui naissent dans certains points du réseau. Souvent de tels capillaires géants longent les artérioles à la façon de veines. De fait, ce sont là des capillaires veineux, comme le comprendront aisément tous ceux qui, ayant fait quelque étude du système vasculaire, savent parfaitement ce que semble avoir ignoré Meigs : — c'est-à-dire que les veinules, à leur origine et souvent sur une certaine longueur de leur trajet à partir de celle-ci, ont histologiquement parlant la constitution pure et simple des capillaires. Seulement, elles sont alors constamment de plus gros calibre. — Les vaisseaux veineux, reconnaissables à leurs caractères ordinaires, font suite à ces veines le plus ordinairement dans les espaces interfasciculaires. Les grosses veines parcourent les grandes fentes de Henle. Nous ne pensons pas qu'il y ait à relever de particularités histologiques qui leur soient spéciales.

Les veines proprement dites occupent les espaces interfasculaires et les fentes de Henle.

Toutefois, nous signalerons à leur sujet certaines observations de Manzone (1901). Cet auteur a décrit, longtemps après Darier (1888), la vascularisation des valvules cardiaques dont nous n'avons pas à nous occuper ici. Mais, à propos des muscles papillaires moteurs des valvules, il faut observer que la majorité des capillaires sanguins anastomosés en réseau qui les irriguent, se résument en petites veines vers leur extrémité d'où partent les cordages tendineux. Là, ces veines se réunissent en troncules qui se courbent en anses et qui courent, tout en s'unissant à d'autres veines, d'abord en général à la surface du muscle papillaire. Puis vers le pied de celui-ci, ces troncs collecteurs s'enfoncent dans la paroi cardiaque et débouchent dans les veines propres du myocarde, occupant les fentes de Henle.

Veines des muscles papillaires.

§ 3.— Lymphatiques.

Si nous partons de ce principe, qu'on ne peut décrire, comme voies ou cavités lymphatiques, que celles qui sont tapissées par l'endothélium caractéristique découpé en jeu de patience et disposé sur les parois en un revêtement continu, nous pouvons dire que les lymphatiques du myocarde sont en petit nombre. Si, au contraire, nous admettons, comme le faisaient il y a environ vingt ans la plupart des histologistes, que toute cavité développable dans les espaces interorganiques, — c'est-à-dire au sein du tissu conjonctif, — par une injection inters-

Caractéristique histologique des cavités lymphatiques d'ordre capillaire.

titielle de bleu de Prusse soluble, est une cavité ou un espace lymphatique : pourvu que de là l'injection puisse arriver aux vaisseaux lymphatiques avérés, valvulés, et de ceux-ci aux ganglions, — le myocarde se trouvera du coup transformé en une « éponge lymphatique », selon l'expression vraiment pittoresque de Ranvier (1880).

Cette seconde manière de voir est étroitement liée, — nous l'avons dit au début de ce chapitre, — à la façon dont on considère les rapports des voies lympathiques avec le tissu conjonctif. Nous savons parfaitement aujourd'hui que ce que nombre de nos anciens et même de nos contemporains considéraient comme les premières voies de la lymphe au sein du tissu conjonctif, — canaux plasmatiques, canaux ou espaces du suc, espaces du tissu conjonctif, — ne sont, à vrai dire, que les *espaces développables* du tissu conjonctif lui-même. Seuls sont voies lymphatiques les espaces variablement interceptés au sein du tissu conjonctif par les extrémités invariablement closes et limitées par l'endothélium festonné caractéristique, qui partout constituent la terminaison en cul-de-sac des voies lymphatiques légitimes. Et ce sont là aussi les seuls canaux qui soient le siège du *cours de la lymphe*, c'est-à-dire de son mouvement d'écoulement continu de la périphérie vers les veines, où la jettent en fin de compte ses canaux collecteurs terminaux. Dans les espaces du tissu conjonctif, il existe, plus ou moins abondamment répandue et plus ou moins épaisse ou fluide, — et fluide parfois jusqu'à devenir aquiforme, — une substance interstitielle qu'on a assez souvent appelée, quand elle est très liquide, la « lymphe des espaces conjonctifs ». Mais la lymphe des espaces conjonctifs, fluide par exemple au point qu'elle acquiert dans le stroma si délicat des villosités intestinales foliacées du Rat, n'est certes pas la lymphe vraie. On le voit bien dans la villosité par la façon dont se distribuent, closes partout et fermées toutes à leur terminaison, les extrémités des chylifères. Le lymphatique est, en un tel milieu, engagé purement et simplement comme un drain fermé, à paroi endothéliale continue. Et c'est cette paroi qui, par une sélection particulière, laisse passer à l'intérieur du lymphatique certains éléments seulement du milieu fluide environnant par le concours desquels se constitue la lymphe vraie à l'intérieur du capillaire lymphatique.

Vaisseaux lymphatiques proprement dits. — Chez les Mammifères et chez l'Homme, les seuls vaisseaux lymphatiques proprement dits, — c'est-à-dire à paroi formée par un endothélium découpé en jeu de patience, — que contienne avec évidence le myocarde sont situés à sa

surface, sous le péricarde viscéral. Les fentes de Henle, n'étant point tapissées par l'endothélium lymphatique, ne sauraient être considérées comme des espaces lymphatiques.

Lymphatiques vrais sous-péricardiques.

Chez les petits animaux tels que le Cochon d'Inde, l'imprégnation par le nitrate d'argent met en évidenee, sous le péricarde, un système extrêmement riche et régulier de capillaires lymphatiques. Ces capillaires sont larges, revêtus par l'endothélium découpé en jeu de patience. Ils occupent les espaces angulaires séparant les reliefs des faisceaux musculaires cardiaques du côté de la surface épicardique. Ils comblent ainsi des sortes de gouttières dont la voûte est uniquement formée par le feuillet viscéral du péricarde, et dont le plancher, revêtu par l'endothélium lymphatique, repose sur un plan de fibres musculaires dont les traits scalariformes et les interlignes étroits, — répondant à leurs manchons pellucides, — sont régulièrement imprégnés d'argent. De distance en distance, on voit cependant un mince plan ou feuillet de fibres musculaires passer au-dessus d'eux. Par contre, on ne voit jamais s'en détacher des boyaux profonds s'enfonçant de la surface dans la profondeur du myocarde. Ce sont là de grandes et très larges voies lymphatiques. Les capillaires qui les forment ont, en effet, proportionnellement, un diamètre beaucoup plus grand que celui des capillaires lymphatiques sous-péricardiques des grands animaux. Ils décrivent à la surface du myocarde des ventricules une série de mailles irrégulièrement quadrangulaires (J. Renaut, 1893).

Les lymphatiques sous-péricardiques ont été bien étudiés chez le Mouton par E. Lacroix (1891) à l'aide de la méthode d'argent. Ils forment un lacis de mailles, véritablement admirable, sur toute la surface des ventricules. *Ce sont tous des capillaires lymphatiques.* Les mailles suivent les interlignes des faisceaux myocardiques secondaires voisins de la surface. Là se logent et filent comme dans des gouttières leurs branches principales. Puis, des branches plus courtes les réunissent transversalement, en passant par-dessus les reliefs des faisceaux musculaires. Il en résulte un réseau de mailles grossièrement quadrangulaires, continu sur toute la surface du cœur, mais moins riche et moins régulier sur les oreillettes et les auricules. La richesse du réseau paraît donc proportionnelle à l'épaisseur du myocarde sous-jacent. Tout ce réseau peut être aussi bien mis en évidence par une injection de bleu de Prusse soluble, que par une injection de nitrate d'argent ou de mélange osmio-picro-argentique. Les figurations fournies par les diverses méthodes sont superposables ; et il n'y a pas de doute à conserver sur le caractère lymphatique des voies ainsi déve-

loppées, puisqu'elles sont limitées partout par l'endothélium découpé en jeu de patience, absolument caractéristique des capillaires lymphatiques.

On peut décrire dans le dispositif que nous venons d'exposer sommairement, deux éléments distincts : le premier est constitué par de larges mailles superficielles formées par des boyaux capillaires lymphatiques énormes. Si l'on a fait l'injection avec une masse de gélatine colorée en bleu, ces lymphatiques apparaissent développés, bosselés. Ainsi se trouve constitué un premier système de mailles larges, sorte de cadre d'où partent des boyaux un peu plus profonds et plus grêles, conservant toujours le caractère de capillaires lymphatiques à endothélium festonné. Ceux-ci, compris dans un plan légèrement inférieur et s'engageant parfois aussi plus ou moins profondément et loin dans les interlignes musculaires, s'y terminent au sein du tissu conjonctif ou des pelotons adipeux par des extrémités fermées, disposées en ampoules arrondies, ou en doigts de gant plus ou moins effilés, soit encore par la disposition dite « en anneau de clef ». Mais, constamment, ces boyaux intérieurs aux grandes mailles se terminent par des culs-de-sac fermés.

Les capillaires lymphatiques vrais s'engagent sur un court trajet dans les fentes de Henle.

En résumé, les capillaires lymphatiques sont ici compris dans le tissu conjonctif de l'épicarde primitif, celui qui a servi de voie à tous les vaisseaux pénétrants du myocarde. Mais, contrairement à ce qui arrive pour les vaisseaux sanguins, ils n'abordent pas profondément le myocarde et en somme ne le pénètrent point, sinon par des digitations qui, sur un court trajet, suivent les vaisseaux sanguins au sein des parties larges et sous-péricardiques des fentes de Henle. Ils prennent leur origine par des extrémités libres disposées en forme de bourgeons creux diversement figurés (*bourgeons initiaux*). Puis, les branches terminées par les bourgeons initiaux s'ouvrent dans un réseau de mailles grossièrement quadrangulaires (*mailles capillaires principales*), auxquelles font suite des lymphatiques collecteurs, recevant d'ailleurs sur leur trajet la lymphe des mailles principales situées tout le long d'eux.

Le parcours ultérieur des voies lymphatiques nées de cette façon dans le tissu conjonctif de l'épicarde est bien connu, et a été déterminé par les anatomistes (Nuck, Casselbohm, Cruikshank, Sappey, etc.), dans les sillons du cœur, ainsi que leur conjugaison en gros troncs à la racine du cœur. Il importe de faire remarquer que Mascagni (1787) ne décrivit que ces lymphatiques sous-péricardiques, étudiés par lui au moyen des injections au mercure. Il admettait qu'ils prennent leur racine dans la « graisse du cœur », c'est-à-dire dans

le pannicule adipeux sous-péricardique, parfois si développé. Mascagni indiquait aussi comme ayant décrit le premier ce dispositif Olaüs Rudbeck. Il dit en effet : « A Rudbekio accepimus prima lymphaticorum specimina ». Et c'étaient seulement les lymphatiques sous-péricardiques, qu'en effet avait décrit sommairement Rudbeck.

Nous avons assez dit, pour ne pas le davantage répéter, que les parois des fentes de Henle n'étant pas tapissées par l'endothélium lymphatique — ni même par n'importe quel autre endothélium vrai et continu — ces fentes ne peuvent être identifiées à des espaces lymphatiques, bien que les injections faites avec le bleu de Prusse soluble dans l'eau, après avoir rempli le filet de mailles lymphatiques formé par des capillaires géants au sein du tissu conjonctif sous-péricardique et enveloppant de la sorte le myocarde entier, passent aisément dans les fentes de Henle et se poursuivent de là jusqu'au voisinage de l'endocarde. Mais jamais dans le tissu conjonctif sous-endocardique, nous n'avons pu, par la méthode de l'argent, mettre en évidence un dispositif lymphatique légitime. Même par la méthode de l'injection interstitielle avec le bleu de Prusse, on ne parvient pas, en piquant le tissu conjonctif disposé en une lame très mince sous l'endocarde, à injecter les vaisseaux lymphatiques sous-péricardiques (Eberth et Belajeff 1866). Après Eberth, Wedl (1871), Schumkow (1874), Skworzow (1874), Salvioli (1878), Cadiat (1879), Bianchi (1886), arrivent à cette conclusion, qu'il n'y a pas de lymphatiques avérés, incontestables sous l'endocarde. Navalichin (1882), qui cependant admet que les vaisseaux sanguins du myocarde et ses fibres musculaires rameuses sont entourés « d'espaces » lymphatiques, — c'est-à-dire qui étend au système lymphatique tous les espaces interorganiques développables par une injection interstitielle, — reste muet au sujet des lymphatiques sous-endocardiques.

L'existence de lymphatiques sous l'endocarde reste douteuse.

Nous concluons donc que, jusqu'à plus ample informé, il y a lieu de ne point considérer l'existence de lymphatiques sous-endocardiques comme un fait démontré. Ce qu'on sait, au contraire, positivement, c'est que *la surface entière du myocarde est enveloppée d'un filet de mailles intercepté par le concours de capillaires lymphatiques géants*, parfaitement caractérisés par leur endothélium, et terminés par des extrémités closes pénétrant, par des bourgeons plongeants plus ou moins étendus mais toujours terminés en cul de sac, dans les premiers écarts interfasciculaires du myocarde à partir de la surface de celui-ci. C'est là ce qu'avaient constaté déjà Eberth et Belajeff (1866) il y a près de quarante ans.

Nous ferons remarquer que, clos du côté du myocarde, le réseau lymphatique enveloppant l'est également du côté de la cavité séreuse péricardique. Les capillaires lymphatiques de ce réseau sont toujours recouverts, du côté de la cavité séreuse, par le feuillet viscéral propre de celle-ci, limité par l'endothélium péricardique. Celui-ci est continu, mais le plus souvent parsemé de ce que Lacroix a appelé des *îlots figurés*. Ce sont des points où l'endothélium prend une ordonnance particulière autour de petits centres arrondis répondant soit à des « trous borgnes », soit à des groupes de cellules endothéliales plus ou moins arrondies, peu solidement jointives entre elles, autour desquels les cellules endothéliales ordinaires se disposent en séries concentriques ou en rosettes. Comme, d'une part, le feuillet péricardique proprement dit de l'épicarde — celui qui porte l'endothélium péricardique — ne renferme jamais aucun capillaire lymphatique; et comme d'autre part il ne semble y avoir aucune relation entre les îlots figurés et les mailles du réseau de capillaires lymphatiques sous-péricardiques, nous n'avons pas à faire des hypothèses sur la fonctionnalité ou probable, ou possible de ces îlots.

Îlots figurés de l'endothélium péricardique viscéral.

Espaces développables, pseudo-lymphatiques du myocarde. — Sous ce titre commun, nous rangerons les espaces, cavités développables ou figurations diverses, qui ont été considérés, par les auteurs qui se sont succédé, comme appartenant au système lymphatique : bien que, la plupart du temps, la caractéristique lymphatique *essentielle*, celle qui ne peut jamais tromper (présence de l'endothélium festonné sur la paroi) n'ait pas été souvent recherchée et, en tout cas, ait constamment fait défaut quand cette recherche fut effectuée.

Il n'en est pas moins vrai que de nombreux histologistes ont tour à tour fondé, sur les images que leur fournissaient, dans le myocarde, les injections interstitielles de bleu de Prusse soluble pratiquées par eux dans des conditions que chacun d'eux s'efforça de varier afin de se renseigner mieux, une série de conceptions qui présentent, à celui qui prétend en faire une judicieuse critique, deux caractères essentiels :

Espaces pseudo lymphatiques développés par remplissage forcé, puis rupture des lymphatiques avérés.

a) Le premier de ces caractères, c'est que la marche des injections dans le myocarde s'effectuant de telle façon que le liquide, qui, par exemple, aura commencé par remplir les mailles capillaires enveloppantes sous-péricardiques, passe de là dans les fentes de Henle, les auteurs en concluent d'*emblée* que ces fentes sont des espaces lymphatiques. Ils y trouvent ou non, pour les besoins de cette concep-

tion, des endothéliums. Eberth et Belajeff donnent aux lympathiques qu'ils ont cru observer dans le myocarde un revêtement endothélial qu'ils décrivent ainsi : « La structure de tous ces vaisseaux lymphatiques est celle des capillaires lymphatiques : *cellules aplaties, fusiformes et polygonales* ». Il demeurera absolument clair, pour tout histologiste de profession, qu'il ne s'agit pas là de capillaires lymphatiques, mais bien de vaisseaux sanguins. Car il n'y a d'endothélium tel que dans les lymphatiques valvulés (veinules lymphatiques ou lymphatiques propulseurs), que tous les auteurs s'accordent à considérer comme n'existant pas dans le myocarde. Nous ne pouvons guère citer que Wedl (1871) qui, tout en opérant avec le bleu, ait judicieusement jugé que, s'il y a dans le péricarde des lymphatiques véritables, on n'en peut mettre en évidence de tels (c'est-à-dire canaliculés et typiques véritablement), ni dans l'endocarde, ni dans l'épaisseur du myocarde lui-même. Schumkow (1874), de son côté, n'a reconnu comme des lymphatiques positifs que ceux du péricarde seulement. Mais Skworzow (1874) admet que les fentes de Henle sont des espaces réellement lymphatiques. Bianchi (1886), tout en faisant de très judicieuses observations sur les incertitudes inhérentes à la méthode des injections interstitielles par une masse colorée, en vue de déterminer l'existence, au sein du myocarde, de trajets ou d'espaces lymphatiques, finit par admettre cependant que, comme l'a énoncé Ranvier (1880), le cœur est bien une « éponge lymphatique » et les fentes de Henle des « fentes lymphatiques ». Seulement, il a le grand mérite de faire, à ce sujet, et quelques réserves et une distinction :

Bianchi fait, en effet, remarquer que, si les espaces intermusculaires doivent, au sein du myocarde, être rattachés au système lymphatique, parce que les injections de gélatine colorées par des matières non diffusibles, telles que le bleu de Berlin, passent de là dans les fentes de Henle, ces espaces diffèrent cependant considérablement des voies lymphatiques ordinaires : car *ils ne sont pas revêtus d'un endothélium continu comme le prétendait* Schweigger-Seidel. En effet, ni avec le nitrate d'argent injecté seul, ni avec l'injection de gélatine ou « aucun autre artifice », il n'a pu mettre en évidence aucun revêtement particulier sur les parois des fentes et tel qu'on le puisse rapporter à une paroi endothéliale continue. C'est là déjà ce qu'avait vu, dès 1879, P.-A. Durand. Et Bianchi ne fait pas même intervenir, pour expliquer l'erreur des histologistes qui prétendaient devoir affirmer la nature lymphatique des fentes de Henle, l'existence de ces figurations dues à l'imprégnation des traits d'Eberth sur les plans de fibres myo-

cardiques adjacentes aux fentes, et dont cependant P.-A. Durand avait donné l'intégrale explication en en faisant la critique judicieusement raisonnée. Mais Bianchi eut certainement le mérite de faire remarquer que des injections interstitielles par simple piqûre ne peuvent en aucun cas donner la certitude que *seul* le système des vaisseaux et voies lymphatiques a été rempli. De fins et délicats capillaires sanguins peuvent se rompre sous la pression du liquide en marche, s'injecter à leur tour et donner naissance à des images répondant bien à une injection vasculaire, mais qui en revanche n'est point lymphatique du tout. Il est, par suite, d'avis que pour arriver à des résultats positifs, il faut injecter tout d'abord le système des vaisseaux sanguins du myocarde par le tronc des artères coronaires, avec une masse bleue, par exemple ; puis ensuite pratiquer une injection interstitielle visant la réplétion des espaces lymphatiques avec une masse à injection d'une autre couleur, par exemple avec de la gélatine carminée, — ou bien et mieux encore avec une solution de nitrate d'argent.

Ceci une fois admis, Bianchi fait une série d'expériences, d'où il résulte que l'injection interstitielle développe des espaces qui, d'autre part, se développent de même si une injection poussée par les vaisseaux sanguins arrive à se poursuivre après la rupture de ces mêmes vaisseaux. Et avec les idées mêmes de son temps, il attribue aux interstices ainsi développés, qu'ils soient limités ou non par un endothélium caractéristique, la signification d'espaces lymphatiques. Chacun conclura présentement qu'il s'agit là seulement des espaces occupés par le tissu conjonctif mobilisable. C'est cependant sur ces données, et après avoir fait une critique serrée, minutieuse même, des conditions de ses expérimentations, que Bianchi conclut que le cœur est une éponge lymphatique. Ceci d'ailleurs demeurant entendu, que les espaces lymphatiques interstitiels développables, bien que de nature et de signification lymphatiques, ne sont pas du tout limités par l'endothélium particulier aux cavités lymphatiques.

Le travail de Bianchi fut vivement critiqué par O. Masini (1886), qui n'admettait pas qu'il considérât comme formant une « éponge lymphatique » un système de fentes tel que celui intercepté par l'ensemble des fentes de Henle, où, par contre, il n'admettait pas l'existence d'une paroi continue revêtue de l'endothélium caractéristique des voies lymphatiques. En revanche, Masini soutient énergiquement les conclusions produites onze ans auparavant par Salvioli (1878), qui ne reconnaissait comme lympathiques que des trajets limités par un endothélium, que d'ailleurs il ne décrit ni ne figure aucunement.

Salvioli admettait, du reste, que ces trajets, toujours représentés par des vaisseaux vrais, forment un réseau entre les fibres musculaires cardiaques, se terminent sous l'endocarde et aboutissent aux gros lymphatiques, soit par l'intermédiaire du réseau péricardique, soit directement, « en suivant le cours des voies sanguines ».

Masini dit avoir imprégné l'endothélium du myocarde par la méthode de l'argent. Il explique comment cet endothélium diffère de celui des artères et des veines. Enfin il donne une figure schématique, représentant l'endothélium d'une veine et celui d'un lymphatique isolés d'ailleurs de toute connexion. Il ne semble pas que son travail ait fait faire à la question un pas en avant.

Conception étendant les voies lymphatiques à tous les espaces inter-organiques du myocarde.

b). Le second caractère qui ressort des conceptions fournies par les auteurs qui ont adopté comme moyen d'étude et comme critérium la marche des injections interstitielles à travers le myocarde, c'est que ces conceptions étendent fréquemment le domaine des voies lymphatiques non seulement aux fentes de Henle — qui elles du moins sont manifestement des espaces développables, — mais encore aux espaces inter-organiques quelconques du myocarde. Le raisonnement est tel : Là où pénètrent les injections interstielles, là se poursuivent aussi les voies lymphatiques. Ou pour mieux dire, tous les espaces du tissu conjonctif ou bien sont des voies lymphatiques, ou bien contiennent des voies canaliculées de la lymphe. Nawalichin (1882) arrive directement à cette conclusion. Il fait tout d'abord une injection des vaisseaux sanguins, par l'artère coronaire, avec de la gélatine au bleu de Prusse. Puis, il pratique dans le myocarde des injections interstitielles soit également de bleu de Prusse (cette fois-ci soluble), soit de solution de nitrate d'argent. Avec cette méthode, qui ne doit certainement pas donner des figurations colorées très différentielles les unes des autres, si elles se rapportent à des vaisseaux et à des espaces injectés également au bleu de Prusse, il se convainct que les vaisseaux sanguins et les fibres musculaires sont les uns et les autres entourés d'espaces lymphatiques. Après argentation, il reconnaît « l'existence d'un revêtement endothélial complet sur les fibres musculaires. Sur l'adventice des vaisseaux sanguins de fort calibre il existe également un périthélium ». Sur ces données, il compare le cœur à une éponge, dont les trabécules sont représentées par les éléments du tissu myocardique (fibres musculaires, fibres nerveuses, faisceaux conjonctifs, vaisseaux sanguins), tandis que les vaisseaux lymphatiques correspondraient aux cavités de l'éponge. — Autrement dit, tout le tissu conjonctif serait ici un espace lymphatique cloisonné. Jusqu'ici, Nawalichin reste,

parmi les histologistes, le seul qui ait constaté les faits qui l'ont conduit à formuler une telle conception.

Nyström (1897) a repris à son tour la question dans un esprit absolument analogue. Son mémoire est très intéressant, en ce sens qu'il expose l'historique suffisamment analytique et complet des recherches qui se sont succédé sur le problème des voies lymphatiques du myocarde, et des opinions successives aussi des auteurs sur ce sujet. Quant à ses recherches originales, qui ont eu pour objets les cœurs du Chat, du Porc, du Veau, du Mouton, du Lapin et de l'Homme, elles ont consisté : — *a*) dans des injections interstitielles de bleu de Prusse soluble ; — *b*) dans des coupes de cœurs bien fixés, non injectés ; — *c*) dans l'emploi de la méthode au chromate d'argent de Golgi. Du rapprochement des figurations produites par ces méthodes, lesquelles consistent en espaces développés par l'injection, ou subsistant dans l'écart des éléments des tissus, ou bien enfin dans l'imprégnation de certaines parties en brun, l'auteur conclut qu'il s'agit là d'espaces préexistants, et d'autre part de signification lymphatique. Et par suite il conclut que le myocarde est bien « une éponge lymphatique » dans le sens où l'entendaient Ranvier, puis Nawalichin. Par la méthode de Golgi, l'auteur a obtenu des figures d'imprégnation qu'il compare à celles qui mettent en évidence les canalicules salivaires, ou les canalicules biliaires capillaires. Ce sont des filaments fins, « des racines capillaires », qui pénètrent dans l'épaisseur des fibres musculaires généralement dans un sens perpendiculaire, ou plus ou moins oblique à leur direction (les simples précipités de Golgi n'ont pas cet aspect). Il se pourrait que ces figuree fussent produites par l'imprégnation du sarcoplasma interfibrillaire, ou d'éléments préformés dans ce protoplasma. Et Nyström admet que ces « racines capillaires » (*Würzelhaare*) sont de petits canaux qui communiquent avec les fentes lymphatiques intermusculaires. Bref, d'après lui, il faudrait, — outre les lymphatiques avérés sous-péricardiques, — ranger dans les voies lymphatiques du myocarde, et les fentes de Henle, et les fines lacunes interstitielles existant entre les divers éléments constitutifs du cœur. Et pour lui, les voies lymphatiques du myocarde formeraient ainsi *une combinaison d'interstices et de véritables vaisseaux*.

Pour Nyström, ces interstices, lymphatiques tous, ont une configuration très compliquée et affectent des rapports très intimes avec les éléments musculaires. Ils forment en partie un riche système de « canaux du suc » intercolumnaires (c'est-à-dire engagés entre les cylindres primitifs des fibres myocardiques) ; et en partie ils répondent à des

« fentes lymphatiques » régnant dans les intervalles de ces mêmes fibres. D'ailleurs, les « lymphatiques vrais » — c'est-à-dire pourvus d'une paroi endothéliale spécifique, se rencontreraient tout aussi bien à l'intérieur du myocarde, qu'à sa surface sous le péricarde viscéral.

Le dernier travail relatif à la question qui nous occupe est dû à Albrecht (1903). L'auteur a, lui aussi, adopté comme moyen d'étude les injections interstitielles de bleu de Prusse soluble. Mais il les fait sur un cœur vivant, dont les battements actifs répartissent le liquide injecté dans le myocarde sans exercer, d'après l'avis de l'auteur, d'action mécanique suffisante pour opérer des ruptures et faire passer le liquide coloré dans des espaces artificiellement développés, comme il arrive fatalement quand il s'agit des injections interstitielles ordinaires. Il a opéré de la sorte sur une série de myocardes de Mammifères (Chat, Cobaye, Marmotte, Souris). Juste après la piqûre, il se fait une boule d'œdème; et au bout d'un instant on voit les lymphatiques sous-péricardiques s'injecter. Les battements du cœur achèvent de répartir l'injection dans le myocarde. Le cœur est ensuite fixé par l'alcool absolu; et l'examen des préparations conduit Albrecht à cette conclusion, conforme dit-il à celle de Ranvier : à savoir que *l'origine des voies lymphatiques se trouve partout dans le myocarde*. C'est dire qu'elle réside dans tous les espaces du tissu conjonctif soit fasciculant, soit intermusculaire,

Sur des coupes transversales des faisceaux musculaires on voit, dans les fentes de Henle, de gros trajets injectés qui se présentent plus ou moins longitudinalement. Il se détache d'eux des lignes bleues parallèles entre elles, qui pénètrent dans l'intérieur des faisceaux musculaires et y forment, par leurs anastomoses, un réseau à mailles rectangulaires. De telle sorte que presque chaque fibre musculaire est entourée *annulairement* par eux. Ce sont là les voies lymphatiques.

Critique des conclusions fondées sur la méthode des injections interstitielles de masses simplement colorées.

La meilleure critique qu'on peut faire de ce travail et des travaux similaires que nous venons de résumer dans la seconde partie de ce paragraphe terminal, consistera à faire une coupe transversale un peu épaisse du pied d'un muscle papillaire ou de la paroi ventriculaire du cœur d'un Mouton après fixation par l'alcool, — puis de la colorer par le bleu de méthyle acide. On verra de suite que partout où se poursuit le tissu conjonctif, soit dans les fentes de Henle, soit à partir d'elles dans les faisceaux musculaires, et enfin autour des fibres myocardiques sous forme de manchons pellucides, des traits bleus, exactement superposables au dispositif décrit par Albrecht, se poursuivent aussi en série continue. L'ensemble de ces traits répond à la

distribution entière du tissu conjonctif dans le myocarde. Le liquide réparti par le cœur battant dans le myocarde vivant, suit exactement les mêmes voies. Si ces voies sont celles de la lymphe, ce sont aussi celles du plasma conjonctif, celles de la répartition des éléments constitutifs du tissu conjonctif. Et la conséquence à tirer, serait que le tissu conjonctif est une éponge lymphatique pure et simple dans son ensemble. Nous avons déjà dit, et nous affirmerons derechef pour conclure, que cette conception ne conserve présentement qu'une valeur purement historique.

3 décembre 1904.

BIBLIOGRAPHIE [1]

§ Ier

La Fibre rameuse myocardique

1502. Zerbis (Gabr. de). *Liber Anathomie corporis humani et singulorum membrorum illius :* Edit. per excellentissimum philosophum ac medicum D. Gabrielem de Zerbis Veronensis, cum gratia, in fol. goth., p. 63 recto.

1627. Spiegel. *Adriani Spigelii Bruxellensis, de humani corporis fabricâ libri decem.* Édition de 1645, p. 272.

1628. Harvey (G.). *Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis circulatione.*

*1715-1722. Leeuwenhœck. *Opera omnia seu Arcanâ naturæ*, etc., Epist. LII, p. 412. Leyde, 4 vol. in-4°.

1849. Lebert. Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés et sur la structure de la fibre musculaire en général dans les diverses classes d'animaux. *Annales des sciences naturelles.* (3e série, Zoologie), t. XI, p. 349-382, 3 pl. et 36 fig.

Travail très remarquable dont nous donnons une analyse détaillée dans le texte. L'A. est le premier représentant de la conception syncytiale du développement du myocarde.

*1850-1854. Kölliker (A.). *Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen*, Leipzig.

1850. Remak (R.) Ueber den Bau des Herzens. *Müller's Archiv für Anat. Physiol. und wissench. Medicin*, p. 76-78.

L'A. décrit les ramifications et les anastomoses des fibres cardiaques observées chez l'Homme et plusieurs Mammifères. Il distingue des fibres

(1) Les publications précédées du signe (*) ne nous sont connues que par des analyses ou des bibliographies antérieures à la nôtre.

principales qui marchent parallèlement en formant un trousseau de fibres et des fibres intermédiaires au moyen desquelles les premieres sont réunies les unes aux autres en réseau. Il y a quelques varietés dans l'aspect général du réseau suivant la région du cœur examinée. Les fibres principales et intermédiaires se continuent partout entre elles sans interruption, sans resserrement de leur calibre, et sans aucune différence de structure.

*1852. Kölliker (A.). *Handbuch der Gewebelehre*, Ie Auflage.

1856. Kölliker (A.). *Éléments d'histologie humaine.* Traduction de M. M. J. Béclard et M. Sée, faite sur la 2e édition allemande et revue par l'auteur.

1861. Weismann (A.). Ueber die Muskulatur des Herzens beim Menschen und in der Thierreihe. *Archiv. fur Anat. Physiol. und wissench. Medicin (Reichert's und du Bois-Reymond's Arch.)* p. 41-63, 3 pl. 14 fig.

L'A. s'est servi uniquement comme réactif de la solution de potasse à 40 p. 100. Il a étudié le cœur des Vers, des Mollusques, des Poissons, des Batraciens, des Reptiles, des Oiseaux, des Mammifères, et montre les perfectionnements successifs dans la série. L'élément fondamental du tissu musculaire du cœur est chez tous les animaux la cellule musculaire. Des Vers aux Batraciens les cellules musculaires restent isolables pendant toute la vie. Chez les Reptiles elles commencent à se fusionner; chez les Oiseaux et les Mammifères elles le sont dès la naissance en faisceaux anastomosés en réseau. Chez les Arthropodes, même type que chez les Oiseaux et les Mammifères. La structure de la cellule musculaire est très différente chez les divers animaux, et on ne peut pas mettre la contraction rythmique du cœur en rapport avec un état histologique particulier du myocarde. Il y a un sarcolemme.

1861. Kölliker (A.). *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere*, p. 403-404.

L'A. est très bref sur l'histogénèse du myocarde. Il dit qu'il se forme aux dépens de cellules musculaires fusiformes et étoilées, qui en partie se fusionnent, et en partie se juxtaposent simplement.

*1862. Gastaldi (B.). Neue Untersuchungen über die Muskulatur des Herzens. *Würzb. naturw. Zeitschr.* Bd III, p. 6.

Recherches sur la constitution des fibres cardiaques à l'aide de la solution concentrée de potasse. Mêmes résultats que Weismann en ce qui concerne les Vertébrés inférieurs et les embryons d'Oiseaux et de Mammifères. En outre il isole les cellules musculaires cardiaques chez les jeunes Oiseaux et les jeunes Mammifères peu de temps après la naissance. Il suppose que les fibres cardiaques des Oiseaux et Mammifères adultes ne sont que des cellules allongées à plusieurs noyaux, et qu'ainsi les cellules musculaires cardiaques embryonnaires ne se fusionnent pas mais s'allongent pendant que leurs noyaux se multiplient.
[D'après l'analyse donnée par Marceau (1903)].

*1862. Kölliker (A.).

[Nous n'avons pas pu vérifier l'authenticite de cette date que nous citons d'après Marceau (1903), lequel ne donne aucune indication bibliographique a son sujet.]

1863. Rouget (Ch.). Mémoire sur les tissus contractiles et la con-

tractilité. *Journal de la physiol. de l'homme et des animaux*, dirigé par BROWN-SÉQUARD, t. VI, p. 647-700, 3 pl. 34 fig.

L'A. combat la théorie de la constitution cellulaire des fibres cardiaques, et expose une conception particulière de leur structure.

1863. ROUGET (Ch.). Mémoire sur le développement embryonnaire des fibres musculaires de la vie animale et du cœur. *Journal de la physiol. de l'homme et des animaux*, t. VI, p. 459-465, 1 pl. 10 fig.

Chez l'embryon de Poulet, vers la trente-sixième heure, le myocarde est constitué non par des cellules ramifiées et anastomosées, mais par un réseau.

1865. FOX (W.). On the development of striated muscular fibre. *Proceedings of the Royal society of London*. vol. XIV, p. 374-376.

* 1865 (?). CLARKE (J.-L.). On the development of striped muscular fibre in man, mammalia and birds. *Mikr. Journal*, vol. VII, p. 231. — Cité d'après le mémoire d'ECKHARD (1867).

1866. EBERTH (C.-J.). Die Elemente der quergestreiften Muskeln. *Virchow's Archiv*, Bd XXXVII, p. 100-124, 1 pl., 25 fig.

Dans ce mémoire fondamental, l'A. après un historique sommaire, expose ses recherches personnelles. Il a employé les méthodes d'isolement des cellules musculaires déja connues (solution de potasse à 35 p. 100, eaux de baryte ou de chaux), il a appliqué le premier au cœur le traitement par imbibition avec une solution à 1 p. 100 de nitrate d'argent et il a combiné ces deux méthodes.

Il a étudié le cœur normal et pathologique de l'Homme ; les cœurs de Veau, Bœuf, Cheval, Mouton, Chien, Lapin, Chat, Moineau, Pigeon, Poulet, Canard, Couleuvre à collier, Grenouille, Écrevisse. Il décrit en détail la mosaïque obtenue par les imprégnations d'argent, mosaïque qui est partout complète. Chaque champ se joint intimement à ses voisins et nulle part on ne trouve l'image de trabécules anastomosées en réseau. Les cellules sont soudées entre elles à la fois par leurs extrémités finement frangées et par leurs faces latérales. Il n'y a jamais de fusion entre les cellules même chez les animaux supérieurs.

L'isolement par la potasse confirme les résultats obtenus par le nitrate d'argent. L'A. décrit les variétés de formes des cellules cardiaques suivant les régions du cœur chez un même animal et les variétés de formes et de dimensions chez les divers animaux. La différence de grosseur n'est pas grande entre les cellules des animaux jeunes et celles des animaux âgés, de telle sorte que, très probablement, l'augmentation de volume du cœur doit être attribué, plutôt à une multiplication qu'à une croissance des cellules.

De plus, dans les cœurs humains atteints d'atrophie brune, il a pu, sans le secours d'aucun réactif, observer entre les cellules des cloisons formées par une substance brillante de l'aspect d'un ciment ou la dissociation des trabécules en cellules isolées. Il a fait cette observation surtout sur les trabecules sous-endocardiques. On ne peut pas, sur les cœurs frais, démontrer l'existence du ciment qui soude latéralement les cellules musculaires.

Enfin, ni chez les embryons humains ou animaux, ni chez les enfants de plusieurs semaines, ni chez les hommes ou animaux adultes, il n'a pu reconnaître l'existence d'un sarcolemme.

1867. WINKLER (F.-N.). Scheiden und Theilung der primitiven Muskelbündel im Herzen. *Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv für Anat. Physiol. und wissench. Medicin*, p. 221-223, pl. VII B, 2 fig.

Dans ce court mémoire, l'A. affirme, contrairement à Eberth, l'existence d'une gaine primitive des fibres musculaires cardiaques. Elle est beaucoup plus ténue que celle des muscles volontaires et très difficile à mettre en évidence. Il a pu l'observer sur des fragments de myocarde qui avaient séjourné environ trois semaines dans de l'acide acétique, additionné ensuite d'alcool. Ces gaines sont des dépendances du tissu conjonctif. Il y a aussi des gaînes secondaires qui englobent six à quinze fibres primitives, mais il n'en existe pas de plus gros calibre. L'A. soutient aussi, contrairement a Eberth, que les divisions et anastomoses des fibres cardiaques sont bien réelles et ne sont pas produites artificiellement.

1867. ECKHARD (C.). Zur Entwickelungsgeschichte der Herzmuskulatur. *Zeitschrift f. ration. Medicin*, Dritte Reihe, Bd XXIX, p. 55-73, 1 pl., 7 fig.

Travail des plus intéressants sur le développement du myocarde. L'A. a étudié du deuxième jour à la fin du troisième jour de l'incubation et à des stades ultérieurs dont il n'indique pas la date, des cœurs d'embryon de Poulet ouverts dans une étuve spéciale. Des fragments etaient prélevés sur le cœur encore battant et examinés dans une solution d'albumine et d'autres liquides bien choisis. Il conclut que, dans le cœur embryonnaire et contractile des Oiseaux, il n'y a pas de cellules. De plus, le cœur se contracte déjà alors qu'il ne renferme encore aucune fibrille musculaire. Ce mémoire est longuement cité et analysé dans le texte.

1867. KÖLLIKER (A.). *Handbuch der Geweblehre des Menschen*, 5e édition allemande.

1868. KÖLLIKER (A.). *Éléments d'histologie humaine*. 2e édition française, revue et corrigée d'après la 5e édition allemande par le Dr MARC SÉE. — Du cœur, p. 742-750.

Dans cette édition, l'auteur résume l'historique de la structure du cœur et expose en particulier les recherches, contemporaines des siennes, de GASTALDI, WEISMANN, EBERTH, WINKLER.

1870. SCHWEIGER-SEIDEL (F.). Das Herz, in *Stricker's Handbuch*. Edition anglaise publiée en même temps que l'édition allemande : *Manuel of human and comparative Histology*, edited by S. STRICKER, London, 1870. The Heart, by F. SCHWEIGER-SEIDEL, vol. I, p. 244-263.

1872. WAGENER (G.). Ueber die quergestreiften Muskeln des

Herzens. *Sitzungsbericht der Gesellchaft zur Beförderung der gesam. Naturwissench. zu Marburg*, p. 141.

Cité d'après l'analyse donnée par MARCEAU (1903).

1873. LANGERHANS (P.). Zur Histologie des Herzens. *Virchow's Archiv*, Bd LVIII, p. 65-83, 1 pl., 16 fig.

Travail comprenant deux parties : l'une consacrée à l'étude du muscle cardiaque ; l'autre, plus importante, à celle des nerfs du cœur. En ce qui concerne le myocarde, l'A. ne fait guère que confirmer les données de ses prédécesseurs. A noter cependant qu'il décrit la couche de protoplasma central et la striation. Il constate la présence du disque mince de Krause, mais nie ses relations avec le sarcolemme qui fait défaut dans les fibres cardiaques, même chez les animaux supérieurs. Il remarque, comme Eberth, qu'il n'y a presque pas de différence de grosseur entre les cellules cardiaques des animaux jeunes et des vieux. Au point de vue du développement, il a étudié des fœtus humains à la fin du deuxième et du troisième mois.

1874. ZIELONKO (J). Pathologisch-anatomische und experimentelle Studien über Hypertrophie des Herzens. *Virchow's Archiv*, Bd LXII, p. 29-57, 1 pl., 10 fig.

L'A. a provoqué l'hypertrophie du cœur chez des Grenouilles et des Lapins; il n'aboutit pas à des conclusions bien nettes. Voir le texte.

1875-1882. RANVIER (L.). *Traité technique d'histologie*, chap. IX., Cœur, p. 532-552.

*1875. FREDERICQ (L). *Génération et structure du tissu musculaire.* Bruxelles.

1876. BERNAYS (A.-C.). Entwickelungsgeschichte der Atrioventrikularklappen. *Morphologisches Jahrbuch*, Bd II, p. 478-518, Taf. II, 11 fig.

Dans ce travail, consacré au développement des valvules auriculo-ventriculaires, l'A. parle incidemment de la structure du myocarde. Il confirme les données de WEISMANN. Il a isolé, dans le cœur de l'embryon de Bœuf, des cellules fusiformes ou ramifiées, renfermant à leur périphérie de fines granulations ordonnées en série linéaire et figurant une délicate striation. Parfois les granulations n'existent que sur un des côtés de la cellule, comme dans les muscles volontaires embryonnaires (*fig. 8 a*). Dans certaines cellules les branches seules renferment des granulations.

L'A. a observé des lignes cimentaires entre les cellules ; il a constaté que les fibres musculaires cardiaques subissent, pendant la vie intra-utérine, un accroissement en diamètre tenant vraisemblablement au développement de nouvelles fibrilles aux dépens du protoplasma non différencié Il a figuré aussi bien nettement des terminaisons de fibres musculaires dans le tissu conjonctif de la face ventriculaire de la valvule mitrale d'un fœtus humain de cinq mois et demi, sous forme de fuseaux très effilés (*fig. 11*).

*1876. PALADINO (G.). Contribuzione all' anatomia, istologia et fisiologia del cuore. *Movim. med. chirurg.* Napoli.

A décrit le premier des faisceaux musculaires passant directement de l'oreillette au ventricule. D'après VON EBNER, in *Kölliker's Handbuch* (1902).

1876-1879. Kölliker (A.). *Entwickelung des Menschen und der höheren Thière.* IIe Auflage. Traduction française de P. Schneider en 1882.

L'A. n'ajoute que quelques lignes à ce qu'il dit dans sa première édition (1861). Il a vu les fibrilles striées transversalement chez l'embryon de Lapin de dix jours.

1877. Renaut (J.) et Landouzy (L.). Altérations spéciales des fibres musculaires du cœur dans l'asthénie cardiaque. *Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 7 et 14 juillet 1877, p. 333 et p. 342.

1877. Renaut (J.). Note sur les altérations du myocarde accompagnant l'inertie cardiaque. *Gaz. hebdomadaire de méd. et de chir.* p. 457-459.

1877. Renaut (J.). Note sur les disques accessoires des disques minces dans les muscles striés. *C. R. de l'Acad. des Sciences* (19 nov. 1877).

Les disques épais et les disques minces diffèrent par leurs propriétés histo-chimiques.

1879. Durand (A.). *Étude anatomique sur le segment cellulaire contractile et le tissu connectif du muscle cardiaque.* Thèse de Lyon, 102 p., 3 pl. avec 8 fig.

Ce travail, largement cité dans le texte, comprend trois chapitres:

I. — Considérations générales sur les réservoirs contractiles. La substance contractile striée, sa constitution. Fibre musculaire cardiaque, segment musculaire cardiaque.

II. — Tissu connectif du muscle cardiaque. Capillaires. Lymphatiques.

III. — Du segment musculaire cardiaque en présence des inflammations.

1879. Colrat (P.). Contribution à l'étude des myocardites chroniques et de la désintégration cardiaque. *Lyon médical*, t. XXXII, p. 253-262.

L'A. établit que la désintégration cardiaque ou dissociation segmentaire n'est pas une lésion cadavérique. Il n'a pas pu la déterminer par une putréfaction même très avancée. Il n'a pas pu la produire non plus par des actions mécaniques. Il pense qu'elle s'établit chroniquement pendant la vie.

1880. Chalot (A.). *Étude sur la désintégration de la fibre musculaire cardiaque.* Thèse de Paris.

Développement des idées de Colrat. La désintégration dépend d'un trouble nutritif de la cellule cardiaque.

1880. Ranvier (L.). *Leçons d'anatomie générale sur le système mus-*

culaire, recueillies par J. Renaut. Leçons faites en 1875-1876.

Les vingt-deuxième et vingt-troisième leçons sont consacrées à l'étude du muscle cardiaque.

1882. Kasem-Beck et Dogiel (J.). Beitrag zur Kenntniss der Struktur und der Funktion des Herzens der Knochenfische. *Zeitschrift f. wissench. Zoologie*, Bd XXXVII, p. 247-262, 2 pl. avec 17 fig.

Travail de zoologie, comprenant surtout l'anatomie descriptive avec quelques détails de structure sans portée générale, et l'étude particulière de l'innervation. Un chapitre de physiologie.

1884. Pohl-Pincus. Ueber die Muskelfasern des Froschherzens. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd XXIII, p. 500-505.

D'après l'A. le cœur de la Grenouille renferme deux espèces de fibres musculaires striées. L'une possède des noyaux semblables à ceux des fibres cardiaques des animaux à sang chaud ; l'autre des noyaux semblables à ceux des fibres musculaires des artérioles. Ces deux systèmes de fibres, entremêlées entre elles, dépendraient de centres nerveux différents et auraient des fonctions distinctes : les premières serviraient à la propulsion du sang dans la circulation générale, les secondes constitueraient un appareil régulateur de la nutrition propre du cœur.

*1885. Goldenberg (B.). *Untersuchungen uber die Grossenverhältnisse der Muskelfasern des normalen, sowie des atrophischen und des hypertrophischen Herzens des Menschen*. Dissert. Dorpat.

1886. Goldenberg (B.). Ueber Atrophie und Hypertrophie der Muskelfasern des Herzens. *Virchow's Archiv*, Bd CIII, p. 83-130.

Travail très important dont on trouvera le résumé et les conclusions dans le texte.

*Chiarugi (G.). Delle condizione anatomiche del cuore al principio della sua fuzione et contributo alla istogenesi delle cellule muscolari cardiache. *Atti d. R. Acad. de Fisiocritici. Siena*. Sér. 3, vol. IV, p. 59.

*1888. Ecker (Alex.). *Die Anat. des Frosches*, II° Auflage. Braunschweig.

The anatomy of the frog. Translated with numerous annotation and additions by G. Haslam, Oxford 1889, p. 218-219,

Confirme les résultats de Pohl-Pincus (1884), qui, par contre, sont contestés par Marceau (1903, p. 206, note).

*1888. Ramon y Cajal. Textura de la fibra muscular del corazon.

Revista trimestrial de histologia normal y patologica, 1 Mayo 1888.

A le premier mis en évidence un sarcolemme très mince sous forme de petits arceaux insérés au niveau des disques minces. Le ciment des cellules cardiaques représente une sorte de membrane de KRAUSE considérablement épaissie. — [Cité d'après l'analyse de MARCEAU (1903).]

1889. MAAS (Fr.). Zur Kenntniss des körnigen Pigments im menschlichen Körper. [Herz p. 463-465]. *Archiv. f. mikr. Anatomie*, Bd XXXIV, p. 452-510.

Le pigment, qui commence à apparaître à dix ans dans le myocarde humain, s'accroît constamment à partir de ce moment avec l'âge de l'individu. L'opinion de l'A. sur la nature de ce pigment est énoncée et discutée dans le texte.

1889. TANGL (F.). Ueber die Hypertrophie und das physiol. Wachsthum des Herzens. *Virchow's Archiv*, Bd CXVI, p. 432-456.

Étude de l'accroissement normal du cœur et de l'hypertrophie provoquée expérimentalement chez le Lapin. Le cœur s'accroît, pendant la vie fœtale et quelque temps après la naissance, grâce à l'augmentation de volume et à la division des fibres musculaires. Plus tard, soit dans l'état normal, soit dans l'hypertrophie expérimentale, l'accroissement ne se fait plus que par l'augmentation des dimensions de la cellule musculaire. Pour plus de détails voir le texte.

1889. BONOME (A.). Ueber die Heilung der aseptischen Herzwunden. *Beitrag zur pathol. Anat. und allg. Pathol.* (Ziegler's Beiträge), Bd V, p. 267-274, 1 pl. avec 4 fig.

Ce travail est résumé dans le texte.

*1889. BROWICZ. Ueber das Verhalten der Kittsubstanz der Muskellzellbalken des Herzens in pathologischen Zuständen. *Wiener klin. Wochenschrift*, p. 957 et *Przeglad Lekarski*.

L'A. décrit un état particulier du ciment intercellulaire qui est gonflé, visible sans artifices de préparations, et qui présente parfois des batonnets parallèles à la direction de la fibre. C'est pour lui le premier degré de la dissociation segmentaire. Cette altération se produit pendant la vie et peut être la cause d'une insuffisance cardiaque. [D'après l'analyse qu'en donnent TEDESCHI (1892) et BROWICZ lui-même (1893)].

1889. MOLLARD (J.) *De la myocardite segmentaire essentielle et principalement de la forme sénile de cette affection*. Thèse de Lyon, 187 pages.

1890. RENAUT (J.). Note sur une nouvelle maladie organique du cœur. La myocardite segmentaire essentielle chronique. *Gaz. médicale de Paris*.

Ce travail, ainsi que le précédent, est surtout clinique. La thèse de Mollard renferme en outre une description histologique détaillée de la dissociation segmentaire.

1890. Von Recklinghausen. Ueber die Störungen des Myocardiums. *Verhandl. des X^en internat. medic. Congresses zu Berlin*, Bd II, p. 67.

C'est là le travail bien connu où l'A. soutient que la dissociation segmentaire est un phénomène agonique. Il reconnait toutefois qu'elle doit être précédée d'un trouble de nutrition prédisposant à la dissociation agonique.

1891. Meigs (A.-V.). The microscopical Anatomy of human heart; schowing the existence of capillaries within the muscular fibres. *Tr. of the College of Physicians of Philadelphia*, sér. III, vol. XIII, p. 99-110. — Id. in *The american Journal of the medical sciences*. Voir Meigs (1898).

*1891. Solger (B.). Ueber Kernreihen in Myocard. *Mitth. des naturw. Ver. f. Neupommern und Rugen.*

Dans le myocarde des jeunes Porcs les noyaux musculaires se multiplient par division directe.

1892. Gibson (G.-A.). Some deductions from a study of the development of the heart. — Read bef. the Edimburgh med. chir. Society, 6 july 1892. *Edimburgh med. Journal*, 1892-1893, vol. XXXVIII, part. I, p. 429-433, 1 pl.

Travail d'embryologie, sans histologie.

1892. Gibson (G.-A.). et Gillespie (A. Lockhardt). Some deductions from a study of the heart. *Tr. med. chir. soc. Edimburgh*, n. s. vol. XI, p. 266-270.

1892. Tedeschi (A.). Ueber die Fragmentation des Myocardiums. *Virchow's Archiv*, Bd CXXVIII, p. 185-204.

Travail très important sur la dissociation segmentaire. Recherches très précises démontrant que la lésion n'est pas cadavérique, ni due à l'action des réactifs fixateurs. Expériences très variées sur les animaux pour provoquer la fragmentation : l'A. n'a réussi que dans un petit nombre de cas. Données statistiques établissant la fréquence de la lésion chez l'Homme suivant les âges.

*1892. Berent. *Ueber die Heilung der Herzwunden*. Dissert. Kœnigsberg. — [Cité d'après le travail de von Oppel (1901).]

1893. Kent (A.-F.-S.). Researches on the structure and function of the mammalian heart. *Journal of Physiology*, v. XIV, p. 233-254.

1893. Kent (A.-F.-S.). On the relation of function to structure in the mammalian heart. *St Thomas's Hosp. Reports*, London, vol. XXI, p. 149-160, 1 pl., 3 fig.

Dans ces deux travaux, l'A. décrit dans le cœur des Mammifères des fibres musculaires spéciales qui établissent une connexion entre les fibres des oreillettes et celles des ventricules au niveau des anneaux fibreux qu'elles traversent. Il décrit surtout une disposition particulière chez le Singe : fibres très ramifiées et très effilées se raréfiant notablement dans l'épaisseur de l'anneau fibreux. L'A. deduit de là que chez les Mammifères comme chez les animaux à sang froid il y a continuité de tissu musculaire entre l'oreillette et le ventricule et que la propagation de la contraction de l'oreillette au ventricule n'est qu'un cas de conductibilité musculaire.

Les figures photographiques de la planche sont très mauvaises.

*1893. Kœster. Einige Fragen zur Anat. und Physiol. des Herzens *Niederrhein. Gesells. in Bonn*, 20 Februar; *Verhandlungen des naturhistor. Vereins d. preuss. Rheinlande.*

1893. Renaut (J.). *Traité d'histologie pratique.* Muscles striés rétiformes; cœurs, t. I, livre IIIe, chap. IV, p. 680-741.

*1893. Przewoski (E.). Du mode de réunion des cellules myocardiques de l'homme adulte. Contrib. à l'étude de l'histologie normale et pathol. du cœur. *Ann. des sciences biol. de l'Institut de méd. expérim. de Pétersbourg*, t. II, n° 2, p. 287 (russe et français), et *Gazeta lekarska*, n° 24.

L'union des cellules myocardiques est réalisée par des ponts protoplasmiques, aboutissant de chaque côté de la ligne de ciment à un renflement des fibrilles de chacune des cellules limitrophes : *stratum granulosum terminale.*

[Nous n'avons pu nous procurer cet important travail. Nous le citons d'après les analyses détaillées qui en sont données par Browicz (1893) et Marceau (1903).]

1893. Browicz. Ueber die Bedeutung der Veränderungen der Kittsubstanz der Muskelzellbalken des Herzmuskels. *Virchow's Archiv*, Bd CXXXIV, p. 1-10.

Ce travail est la confirmation de celui de 1889.

1893. Israël (O.). Zur Entstehung der Fragmentatio myocardii. *Virchow's Archiv*, Bd CXXXIII, p. 551-557.

La fragmentation ne se fait pas toujours au niveau des lignes de ciment, mais aussi dans la continuité des cellules cardiaques. L'A. tente vainement de produire la fragmentation par une action mécanique violente. Il conclut qu'il faut, pour la déterminer, outre l'exagération du travail mecanique imposé à l'organe, un affaiblissement de la cohésion du faisceau primitif, une lésion quelconque de celui-ci, ne serait-ce que l'atrophie pigmentaire.

1894. Aufrecht. Ueber einen Fall von primären Fragmentation des linken Ventrikels. *Zeitschrift f. klin. Medicin*, Bd XXIV, p. 205-209.

1894. Dogiel (Joh.). Beitrag zur vergleichenden Anatomie und

Physiologie des Herzens. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd XLIII, p. 233-239, 4 pl. 3 fig.

Travail presque exclusivement physiologique.

1894. SCHÆFER (E.-A.), KENT (A.-F.-S.) et SHERRINGTON (C.-G.). The structure and Function of the mammalian heart. *Reports of the 64 meeting of the British Assoc. f. the advance of Sc.*, Oxford, 1894, p. 464-465.

Les fibres musculaires particulières décrites par KENT (1893) se rencontrent aussi chez l'Homme, mais à un degré moins marqué que chez les animaux.

1894. DUNIN (Th.). Einige Bemerkungen über die Ursachen der Fragmentation der Herzmuskelzellen. *Ziegler's Beitræge zur pathol. Anat. und allgem. Pathol.*, Bd XVI, p. 134-143.

Exposé historique très clair et très précis de la question suivi de recherches originales. L'A. a produit une fragmentation spéciale par la putréfaction dans l'eau. Il pense que cette lésion peut prendre naissance pendant la vie à la suite d'une résorption abondante de toxines bactériennes.

1894. ŒSTREICH (R.). Die Fragmentation myocardii (Myocardite segmentaire). *Virchow's Archiv*, Bd CXXXV, p. 79-111.

L'A. soutient avec une série d'arguments (étude de la grosseur des fragments ; siège des ruptures et leur rapport avec le noyau ; caractères comparés des ruptures et des lignes de ciment : observation directe et simultanée des lignes de ciment et des lignes de rupture dans un même faisceau primitif) que c'est en général le corps cellulaire lui-même et non le trait d'Eberth qui est le siège de la fragmentation.

1894. RENAUT (J.). Sur la dissociation segmentaire du myocarde. *Congrès français de médecine*, Lyon, p. 822-832.

Nouvelles recherches établissant que la dissociation segmentaire peut exister pendant la vie et qu'elle est l'aboutissant d'un processus morbide défini dont les stades sont : 1° l'hypertrophie nucléaire ; 2° l'atrophie hyperplasmique ; 3° le ramollissement du ciment.

* 1895. BEDDARD (F.-E.). On the structure oh the heart of the alligator. *Proc. of the zool. Soc. of London*, p. 343-359, 4 fig.

* 1895. DOGIEL (I.-D.). *Vergleichende Anat. Physiol. und Pharmakologie des Herzens*. Kazan, 1895 (en russe).

1895. SALENSKY (W.). Sur le développement du cœur chez les embryons de la Grenouille. *C. R. du 3e Congrès internat. de Zoologie*, Leyde, p. 524-525.

Travail d'embryologie pure où l'A. soutient l'origine mésodermique de l'endocarde.

1895. RAMOND (F.). Dissociation segmentaire dans un cas de cœur forcé. *Soc. méd. des hôp.*, p. 796-799.

1896. MARCHESINI (R.) et FERRARI (F.). Untersuchungen über die glatte und die gestreifte Muskelfasen. *Anat. Anzeiger*, Bd XI, p. 138-152, 20 fig. dans le texte, 2 pl. avec 7 fig.

Théorie particulière du développement des fibres striées que les A. appliquent au myocarde.

1897. HOCHE (L.). Recherches sur la structure des fibres musculaires cardiaques.

I. Du mode de réunion des cellules myocardiques.

II. De l'existence du sarcolemme.

Bibliog. anatomique, n° 3, p. 159-167, 5 fig.

1897. HEKTOEN (L.). Segmentation and fragmentation of the myocardium. *The amer. Journal of the med. Sc.*, vol. CIV, p. 555-583, 7 fig.

Revue générale très documentée, mais sans aucun fait nouveau.

1897. MAC CALLUM (J.-B.). On the histology and histogenesis of the heart muscle. *Anat. Anzeiger*, Bd XIII, p. 609-620, 10 fig.

Voir le travail du même auteur de 1900, qui n'est que la reproduction et le complément de celui-ci.

1897. MOLLARD (J.) et REGAUD (Cl.). Lésions du myocarde dans l'intoxication aiguë par la toxine diphtérique. *Annales de l'Institut Pasteur*, p. 97-133.

* 1897. KARCHER (J.). *Ueber die Fragmentation des Herzmuskels.* Dissert. Basel.

1898. KARCHER (J.). Ueber die Fragmentation des Herzmuskels. *Deutsches Arch. f. klin. Medicin*, Bd LX, p. 67-110.

L'A. admet à la fois la segmentation et la fragmentation, mais ne s'occupe que de cette dernière. Recherches expérimentales très importantes d'où résulte qu'on peut produire facilement la fragmentation en troublant la nutrition du myocarde et en faisant intervenir à la fin de l'expérience une augmentation de la pression sanguine. L'A. admet la possibilité du développement chronique et progressif de la lésion.

1898. ARNOLD (J.). Ueber die feinere Struktur und Architectur der Zellen. III. Muskelgewebe. *Arch. f. mikrosk. Anatomie*, Bd LII, p. 762.

L'A. rapporte en détail les résultats obtenus avec sa solution iodo-

iodurée de potassium sur les muscles lisses et striés y compris le myocarde. Aussi bien dans les fibrilles des fibres lisses que dans celles des fibres striées, il trouve des granulations qu'il oppose comme myosomes à d'autres granulations siégeant dans le sarcoplasma ou sarcosomes. Aux premières appartiendraient sans aucun doute les grains contenus dans la couche anisotrope des fibrilles musculaires. Mais la place à attribuer aux grains situés dans les disques isotropes resterait douteuse.

[D'après l'analyse du *Schwalbe's Jahresbericht*, 1898, p. 154, première partie.]

*1898. Carapezza (L.). *Sulla struttura del ventricolo sinistro del cuore degli uccelli : nota di anatomia.* Palermo, tip. Giov. Lorsnaider, 8 p.

*1898. Glaser (F.) *Haben die Muskelprimitivbundel des Herzens eine Hülle?* Dissert. Berlin, 30 p.

1898. Glaser (F.). Haben die Muskelprimitivbündel des Herzens eine Hülle? *Virchow's Archiv.* Bd CLIV, p. 291-300.

Recherches très consciencieuses d'où l'A. conclut à l'existence d'un sarcolemme très difficile à mettre en évidence.

1898. Heidenhain (M.). Struktur der contractilen Materie. *Ergeb. der Anat. und Entwickelungsgeschichte,* Bd VIII, p. 3-111, 19 fig.

1898. Minervini (R.). Particolarità di struttura delle cellule muscolari del cuore. *Anat. Anzeiger*, Bd XV, p. 7-15, 3 fig.

Recherches sur la musculature cardiaque de tous les Vertébrés. Les cellules cardiaques de l'Homme et des Mammifères d'une part, celles des Oiseaux d'autre part, ne presentent pas de différences essentielles. Chez un même animal, les cellules cardiaques présentent de légères differences suivant l'âge et la région du cœur d'où elles proviennent. L'A. donne une description précise des cellules musculaires cardiaques chez le fœtus humain, le nouveau-né, l'adulte et le vieillard. Voir dans le texte une analyse plus détaillée de ce travail important.

1898. Flemming (W.). Morphologie der Zelle. *Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgeschichte*, Bd VII, p. 420-485. (Revue des travaux de 1897 et 1898).

A la page 425, l'A., rendant compte du travail de Minervini, ajoute ces quelques mots : « Je puis, d'après mon expérience, faire remarquer que dans le cœur des jeunes larves de Salamandre la striation longitudinale se voit très nettement. Sur cet objet, il est remarquable qu'on n'observe aucune dissociation en cellules isolées. La musculature forme un plexus continu à larges mailles. »

1898. Meigs (A.-V.). The penetration of the muscular fibres of the human heart by capillaries, and the existence in that organe of very large capillaries. *Journ. of anat. and physiol.*, vol. XXXIII, p. 243-247, 1 pl.

L'A. dit avoir vu les capillaires pénétrer à l'intérieur des fibres cardiaques de façon à en être entourés de toutes parts. Les figures qu'il donne à l'appui ne sont nullement démonstratives.

1899. Boy-Tessier et Sesquès. Le cœur sénile normal. Xérose du cœur. *Rev. de médecine*, p. 29-53, 6 fig.

1899. Bottazzi (F.) et Ducheschi (V.). Les substances protéiques du myocarde. *Archives italiennes de biologie*, t. XXXI, p. 126-129.

Le myocarde contient, outre le paramyosinogène et le myosinogène, une globuline et une albumine qui rapprochent sa composition de celle du protoplasma peu différencié. On trouve une nucléoprotéide en quantité beaucoup plus grande dans les oreillettes que dans les ventricules, et l'on sait que les substances nucléiniques ont des aptitudes spéciales pour favoriser les processus chimiques d'intégration ; il est logique que ces processus soient mieux assurés dans les segments automatiques du cœur. Le paramyosinogène et le myosinogene, constituant la substance anisotrope de la fibre musculaire, sont parmi les plus labiles des protéines. fait important et de grande influence sur le phénomène de la contraction musculaire.

*1899. Carapezza (Luciano). *Il cuore degli uccelli et le sue differenze coi mammiferi*. Palermo, tip. Giov. Lownaider, 10 p.

1899. Heidenhain (M.), Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserformigen Differenzirungen. *Anat. Anzeiger*. Bd XVI, p. 97-131. 15 fig.

L'A. a observé (voir figure 13, page 117), dans une coupe tangentielle de la paroi du cœur d'un embryon de Canard de trois jours, un réseau de cellules complètement fusionnées en un véritable syncytium délimitant quelques espaces vides, et dans lequel existent des noyaux et des fibrilles striées en général complètement développées.

1899. Hoyer (H.). Ueber die Struktur und Kerntheilung der Herzmuskelzellen. *Bulletin internat. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*, p. 487-490.

L'A. a constaté, dans le myocarde de jeunes Veaux, des divisions des noyaux par mitose, en fixant le myocarde à l'état vivant. Les mitoses, par contre, n'existent pas dans les fibres de Purkinje. Chez les jeunes Veaux, les fibres cardiaques sont constituées par un syncytium de cellules.

*1899. Traina (R). Sulla regenerazione della fibrocellula cardiaca : ricerche sperimentali. *Bollettino della Soc. med. chirurg. di Pavia* n° 1, et *Pavia, tip. fratelli Fusi*.

[Cité d'après l'analyse donnée dans les *Arch. ital. de biol.*, 1899, t. 32, p. 451. Cette analyse est reproduite dans le texte.]

1899. Binaghi (R.). Ueber die Wirkungen von Fremdenkörpern auf den thierischen Organismus. *Virchow's Archiv*. Bd CLVI, p. 245-284, 2 pl., 11 fig.

Voir le résumé de ce travail dans le texte.

1899. Renaut (J.) avec la collaboration de Mollard (J). Les myo-

cardites aiguës. *Rapport présenté au Congrès français de médecine de Lille* (1899), p. 1-83, 9 fig.

1899. MAC CALLUM (J.-B.). A contribution to the knowledge of the pathology of fragmentation and segmentation, and fibrosis of the myocardium. *The Journal of experim. medicine*, vol. IV, p. 409-424, 2 pl., 15 fig.

L'A. donne une description nouvelle de la segmentation et de la fragmentation cadrant avec sa conception particulière de la structure du tissu musculaire cardiaque Il distingue : la rupture au niveau du ciment intercellulaire, la rupture au niveau du corps cellulaire, la rupture dans le muscle contracté et dans le muscle tendu. Il décrit en détail le processus de la fragmentation par dégénérescence musculaire.

1899-*a*. MOLLARD (J.) et REGAUD (Cl.). Anatomie pathologique des myocardites aiguës, particulièrement dans la diphtérie et la fièvre typhoïde. *Congrès français de médecine*. Lille 1899, p. 261-273.

1899-*b*. Notes sur la pathogénie et l'histologie pathol. des myocardites. *Lyon médical*, t. XCII, p. 73 81.

1899. STRECKEISEN (A.). Zur Lehre von der Fragmentatio myocardii. *Ziegler's Beiträge zur pathol. Anat. und allgem. Pathol.* Bd XXVI, p. 105-131.

Ce travail ne renferme rien de nouveau au point de vue histologique. L'A. conclut que la fragmentation est un phénomène agonique et qu'elle est, non pas la cause, mais la conséquence de la paralysie du cœur.

1899. BRUNER (H.-L.). On the heart of lungless Salamander. *Anat. Anzeiger*, Bd XV, p. 435-436.

1900. BRUNER (H.-L.). On the heart of lungless Salamander. *Journal of morphology*, vol. XVI, p. 323-336, 1 pl.

Les deux travaux qui précèdent ont trait à l'anatomie descriptive.

1900. EBNER (V. VON). Ueber die Kittlinien der Herzmuskelfasern. *Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wissench, Wien*, math. nat. Klasse. Bd CIX, 3e partie, p. 700-711, 1 pl.

Ce travail est longuement analysé et discuté dans le texte.

1900. HOYER (H.). Zur Morphologie des Fischherzens. *Bulletin internat. de l'Acad. des Sciences de Cracovie*, p. 263-279, 8 figures.

1900. MAC CALLUM (J.-B.). On the muscular architecture and growth of the ventricles of the heart. *Contrib. to the sc.*

of med., dedicated by his pupils to W. H. WELCH, upon the twenty-fifth anniv. of his doctorat, et *John Hopkin's Hosp. Rep.* vol. IX, p. 307-335, 24 fig

Les idées particulières de l'A. sont exposées et discutées dans le texte.

1900. SOLGER (B.). Zur Kenntniss und Beurtheilung der Kernreihen im Myocard. *Anat. Anzeiger*, Bd XVIII, p. 115-121, 4 figures.

L'A. qui, dans un travail antérieur (1891), avait soutenu que les noyaux musculaires, dans le myocarde de jeunes Porcs, se multipliaient très vraisemblablement par division directe, maintient son opinion, à l'encontre d'HOYER qui l'a combattue. Toutefois, dans de nouvelles recherches, il a trouvé en même temps des figures de division par mitose et par amitose dans le myocarde de jeunes Porcs et d'un Veau de quatorze jours.

1901. GODLEWSKI (E., JUN.). Ueber die Entwickelung des quergestreiften muskulösen Gewebes. *Bulletin internat. de l'Acad. des Sciences de Cracovie.*

1901. HEIDENHAIN (M.). Ueber die Struktur des menschlichen Herzmuskels. *Anat. Anzeiger*, Bd XX, p. 49-78, 13 fig, 2 pl.

Ce travail très important a été analysé et commenté dans tous ses détails dans le texte.

1901. HOYER (H.). Ueber die Continuität der contractilen Fibrillen im den Herzmuskelzellen. *Bulletin internat. de l'Acad. des Sciences de Cracovie*, p. 203-213, 3 fig.

L'A. démontre la continuité des fibrilles dans des cellules de Purkinje, dans des fibres de l'oreillette de larves de Grenouille, chez des embryons de Lapin. Les lignes de ciment ne représentent pas des limites cellulaires. Leur signification ne peut pas être précisée.

1901. MARCEAU (F.). Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. *C. R. de la Soc. de biologie*, t. LIII, p. 653-655,

1901. OPPEL (W. VON). Ueber Veränderungen des Myokards unter der Einwirkung von Fremdenkörpern. *Virchow's Archiv*, Bd CLXIV, p. 406-436.

On trouvera dans le texte l'analyse complète de cet important travail.

1902-*a*. EBNER (V. VON). Ueber die natürlichen Enden der Herzmuskelfasern. *Centrablatt für Physiologie*, Bd XVI, p. 566-568.

1902-*b*. EBNER (V. VON). *A. Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, sechste umgearbeitete Auflage, dritter Band, von VICTOR V. EBNER. [Vom Herzen, p. 605-635].

1902. HUNTER (G.-W.). The structure of the heart of Molgula manhattensis (Verrill.). *Anat. Anzeiger*. Bd XXI, p. 241-246, 3 fig.

1902-*a*. MARCEAU (F.). Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. Thèse de la Faculté de médecine de Nancy 1901-1902, et *Bibliogr. anat.* t. X. p. 1-70, 20 fig. dans le texte, 2 pl. avec 11 fig.

Historique. — Technique : méthodes anciennes, méthodes nouvelles. — Etude microscopique et topographie du réseau de Purkinje ; constitution des fibres de Purkinje, leur rapport avec les fibres cardiaques, leur enveloppe. — Etude cytologique des cellules de Purkinje : comparaison avec les fibres cardiaques de l'adulte ; structure des fibrilles. — Bandes transversales ou pièces intercalaires de HEIDENHAIN. — Développement comparé des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. — Conclusions. — Bibliographie.

Cette simple énumération des questions traitées fait suffisamment entrevoir l'importance de ce travail qui a été mis largement à contribution dans notre texte.

1902-*b*. MARCEAU (F.). Note sur les modifications de structure qu'éprouve la fibrille striée cardiaque des Mammifères pendant sa contraction. *Bibliographie anat.* t. X, p. 183-187, 7 fig.

L'A. admet l'hypothèse de MERKEL sur la constitution de la fibrille musculaire.

1902-*c* MARCEAU (F.). Recherches sur le développement et sur les fonctions des traits scalariformes, zones de bâtonnets, ponts intercellulaires ou pièces intercalaires des fibres cardiaques des Mammifères. *C. R. de la Soc. de biol.* t. LIV, p. 714-716.

1902-*d*. MARCEAU (F.). Note sur la structure du cœur chez les Vertébrés inférieurs. *C. R. de la Soc. de biol.* t. LIV. p. 981-984.

1902-*e*. MARCEAU (F.). Note sur la structure des fibres musculaires cardiaques chez les Oiseaux. *C. R. de la Soc. de biol.* t. LIV, p. 1485-1487.

1902. GIACOMELLI (G.) Ricerche sperimentali ed osservazioni anatomo-patologiche interno alla miocardite segmentaria. *Riforma medica*, 3, 4, 5 novembre.

Recherches cliniques démontrant la fréquence de la myocardite segmentaire à la suite d'intoxications diverses (auto-intoxications, empoisonnement par chloroforme, mercure, champignons, etc.) Expériences néga-

tives ; ni par action mécanique, ni par excitation électrique du cœur, précédée ou non d'intoxication expérimentale, l'A. n'a pu déterminer chez le Cobaye la myocardite segmentaire.

1902-1903. RITTER (W.-E.). The structure and significance of the heart of the Enteropneusta. *Zoolog. Anzeiger*. Bd XXVI, p. 1-5. 3 fig.

Travail de morphologie.

1902. GODLEWSKI (E. JUN.). Die Entwickelung des Skelet-und Herzmuskelgewebes der Säugethieren. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd LX, p. 111-156, 3 pl. 27 fig.

Ce travail est analysé en détail dans le texte.

1903-*a*. MARCEAU (F.). Recherches sur les bandes transversales scalariformes striées des fibres cardiaques. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CXXXVI, p. 1685-1687.

1903-*a'*. MARCEAU (F.). Recherches sur la constitution et sur la structure des fibres cardiaques chez les Vertébrés inférieurs. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CXXXVII, p. 75-77.

1903-*b*. MARCEAU (F.). *Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés*. Paris, Masson et Cie. Thèse de la Faculté des sciences de Paris. 6 fig. dans le texte et 10 pl. hors texte.

Nous n'avons pas à analyser ici ce travail qui est excessivement remarquable et que nous avons cité presque à toutes les pages de notre texte. Nous ajouterons seulement qu'il renferme, outre des recherches originales de première importance, un historique très complet de la constitution et du développement des fibres cardiaques. Cet historique ne comprend pas moins de 38 pages en petits caractères.

1903. GLOGNER (M.). Ueber Fragmentation der Herz-und Skelettmuskulatur und Kontinuitätstrennungen des elastischen Gewebes bei Beriberi, sowie über das Wesen dieser Krankheit. *Virchow's Archiv*. Bd CLXXI, p. 389-418, 1 planche.

De la coexistence de la fragmentation dans les muscles du squelette, laquelle ne peut pas être mise sous la dépendance de l'agonie, et de la fragmentation du myocarde, l'A. conclut que les deux ordres de lésions se sont produits dans les mêmes conditions, c'est-à-dire pendant la vie.

1903. ALBRECHT (E.). *Der Herzmuskel und seine Bedeutung für Physiologie, Pathologie und Klinik des Herzens*. Berlin, 590 pages, 7 pl. avec 21 fig.

L'A. ne consacre que quelques pages à la structure du muscle cardiaques, au sujet de laquelle du reste il n'apporte aucune recherche originale. Seul le chapitre des Lymphatiques est très développé. Il sera cité ailleurs.

1904. FORSTER (E.). Die Kontraktion der glatten Muskelzellen und der Herzmuskelzellen. *Anat. Anzeiger*, Bd XXV, p. 338-355, 12 fig.

Modifications de forme subies par les cellules musculaires et leurs noyaux pendant la contraction. Conclusions de l'auteur :

1. La cellule musculaire en se contractant s'enroule en spirale. Il en est ainsi aussi bien pour les cellules musculaires lisses que pour les cellules musculaires cardiaques et les cellules musculaires striées des animaux inférieurs (Amphibies).

2. Cette contraction en spirale est subie passivement par le noyau qui, allongé en bâtonnet dans l'état de repos de la cellule, devient contourné en spirale dès que celle-ci se contracte.

3. D'après le degré de contournement en spirale du noyau, on peut juger du degré de contraction de la cellule.

4. Les états que les auteurs mentionnent sous les noms de « Stauchung » (déformation par pression), de plissement, d'état sinueux des noyaux, ainsi que la spirale de nucléine décrite à leur intérieur, ne sont pas autre chose que des apparences dues à l'enroulement en spirale.

L'A. a fait ses recherches sur des pièces fraîches ou durcies, en employant les méthodes de fixation et de coloration les plus variées. Il a étudié les éléments cellulaires soit à l'état de repos, soit à l'état de contraction.

1904. GOZO MORIYA (de Tokio). Ueber die Muskulatur des Herzens. *Anat. Anzeiger*, Bd XXIV, p. 523-536.

L'A. étudie la musculature du cœur embryonnaire, le myocarde de l'Homme et des Animaux, les lignes de ciment, les fibres de Purkinje. Aucune donnée nouvelle.

§ 2

Le réseau de Purkinje

*1839. PURKINJE. *Rocznik wydzialu lekarskiego w uniwersitecie Jagellion'skim Krakow*, p. 49 sqq. — (*Iahrbücher der medicin. Facultät zu Krakau*).

1845. PURKINJE. Mikroskopisch-neurologische Beobachtungen. *Müller's Archiv.* p. 281-295, paragraphes 13 et 14. p. 294-295.

L'A., dans un préambule, explique que ce travail est le résultat de recherches faites sur les fibres nerveuses par la méthode de l'acide acétique. Il a été fait en 1838 et publié en 1839 dans les Jahrbücher de la Faculté de médecine de Cracovie. Il le publie à nouveau dans les *Archives de Müller* pour lui donner une plus grande publicité. Après ce préambule, l'auteur met le sous-titre suivant : *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Nerven.* Nous avons donné, d'autre part, la traduction *in extenso* des deux paragraphes contenant la description du réseau sous-endocardique découvert par l'A.

* 1846. HENLE (J.) *Canstatt's Iahresbericht* für 1845, p. 77.

Simple mention de la découverte de PURKINJE.

1846. REICHERT (K.-B.). Bericht über die Fortschritte der mikrosk. Anat. im Iahre 1845. *Müller's Archiv. f. Anat. Physiol. und wissench. Medicin.* p. 259-260.

L'A. consacre quelques lignes à la publication de Purkinje, mais n'y ajoute rien de nouveau.

*1850-1854. KÖLLIKER (A.). *Mikroskopische Anatomie oder Geweblehre des Menschen.*

L'A. a observé des contractions des cellules de Purkinje, et les considère comme des cellules nucléées dont le contenu s'est entouré d'une masse musculaire striée; elles sont appelées aussi par lui cellules musculaires striées.
[D'après l'analyse de REICHERT (1855).]

*1852. KÖLLIKER (A.). *Handbuch der Geweblehre.* Ie Auflage, p. 67.

V. KÖLLIKER (1850-1854).

1854. HESSLING (TH. VON). Histologische Mittheilungen. *Zeitschrift f. wissench. Zoologie,* p. 189-199, 1, pl., 9 fig.

L'A. décrit l'aspect microscopique du réseau de Purkinje chez le Mouton, le Cochon, la Chèvre et le Veau. Le premier, il soupçonne la présence des fibres de Purkinje dans l'épaisseur du myocarde ; il dit même que leur présence n'est pas rare sous le péricarde. Le premier

aussi il montre qu'elles sont entourées d'une gaine sans structure recouverte d'un réseau de fines fibres élastiques et conjonctives, ou qu'elles sont enveloppées d'un tissu conjonctivo-élastique riche en vaisseaux. Elles se terminent dans l'épaisseur de l'endocarde ou dans celle du myocarde en se transformant progressivement en fibres cardiaques ordinaires. Il a démontré par des recherches chimiques précises que les fibres de Purkinje sont des formations musculaires. Il les considère comme formées de grains et d'une substance intermédiaire les entourant comme un plexus. Les grains, dont il a mesuré avec soin les dimensions sont des corps solides, transparents, à bords nets, munis de un à trois noyaux. Ils sont de grosseur variée et présentent à leur surface plusieurs espèces de striation. Les traits longitudinaux sont dus à l'impression des tissus environnants, les traits transversaux sont très analogues à ceux des muscles, mais sont dus aussi en partie à des rides. La striation périphérique est due principalement à une striation musculaire enveloppant les grains. La substance intermédiaire gélatineuse, striée en travers, possède les qualités du muscle cardiaque. Elle est tantôt sous forme de plaques, tantôt sous celle de faisceaux ou de fibrilles qui sont appliquées lâchement à la surface des grains ou au contraire intimement fusionnées avec eux. Les faisceaux ou fibrilles marchent tantôt parallèlement à l'axe longitudinal de la fibre de Purkinje, tantôt la croisent de façon variée, et décrivent des sinuosités entre les grains de telle sorte que lorsque ceux-ci, comme il arrive souvent, se détachent, on voit apparaître un réseau délicat de fibres striées. L'A. ne s'exprime pas très clairement au sujet de la signification des grains. « Les grains ne semblent pas être autre chose que des fragments juxtaposés de substance musculaire. » Le travail est accompagné de très belles figures.

1855. Reichert (K.-B.). Bericht über die Fortschritte in der mikroskopischen Anatomie im Jahre 1854. — Contractile Substanz und Muskelfasern. *Müller's Archiv f. Anat. Physiol. und wissench. Medicin*, p. 51-54.

L'A. analyse le travail de von Hessling et ajoute ses recherches personnelles faites sur le Mouton. Pour lui les parties striées intermédiaires aux grains ne sont pas autre chose que les parois latérales de ceux-ci. Les grains sont des cylindres primitifs extrêmement courts dont une extrémité émoussée regarde la masse myocardique, et dont l'autre extrémité est tournée du côté de la couche élastique de l'endocarde. En regardant de face les filaments de Purkinje, on voit cette extrémité de la fibre musculaire, coupe transversale naturelle, avec la substance axiale granuleuse et les noyaux. L'image microscopique rappelle une cellule. La gaine des fibres de Purkinje est en rapport continu d'une part avec la couche élastique de l'endocarde, d'autre part avec la substance conjonctive du reste du myocarde. L'A. décrit la structure de l'endocarde qui est la même partout. Il conclut que, d'après leur situation, les cylindres primitifs musculaires courts des filaments de Purkinje doivent, par leur contraction, tendre l'endocarde et ses prolongements tendineux. Ils constituent un muscle tenseur de l'endocarde disposé en réseau dont les faisceaux primitifs se comportent un peu autrement que ceux du reste de la musculature.

*1857. Leydig (F.). *Canstatt's Jahresbericht*, p. 30, et *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*, p. 411.

Rien d'original.

1862. Remak (R.). Ueber die embryologische Grundlage der Zellenlehre. *Reichert's Archiv für Anat., Physiol. und wissench. Medicin*, p. 231-232.

L'A. s'exprime d'une façon très obscure sur les fibres de Purkinje dont il parle incidemment dans son travail. Il est difficile de comprendre ce

qu'il veut dire lorsqu'il explique qu'elles servent à empêcher une évacuation complète des ventricules.

1863. AEBY (CH.). Ueber die Bedeutung der Purkinje'schen Fäden. *Zeitschrift f. ration. Medicin.* Dritte Reihe, Bd XVII, p. 195-203, 1 pl., 3 fig.

La description de l'A. ne renferme aucun détail nouveau. Il s'attache à démontrer que les cellules de Purkinje peuvent jouer un rôle dans le développement des fibres cardiaques par un mécanisme de fusion cellulaire. Il montre que les cordons noueux du réseau de Purkinje se transforment peu à peu en cordons régulièrement arrondis ne différant des fibres musculaires définitives que parce que leur intérieur est traversé par des cloisons transversales, segments fusionnés des membranes cellulaires. Ces cloisons qui montrent d'abord un double contour deviennent ensuite moins nettes, sont comme rongées et disparaissent peu à peu par résorption. Il dit avoir suivi ce processus dans tous ses stades chez le Chien, la Chèvre, la Brebis. — Chez le Chien, le Chat, la Fouine, le Hérisson, le Poulet, les fibres de Purkinje ne sont visibles qu'au microscope. Elles manquent chez l'Homme, le Lapin, la Souris, la Taupe.

*1866. LEHNERT (M.). *De filamentis Purkinianis.* Dissert. inaug. Berlin.

*1866. OBERMEIER. *De filamentis Purkinianis.* Dissert. inaug. Berlin.

1866. EBERTH (C.-J.). Die Elemente der quergestreiften Muskeln. *Virchow's Archiv*, Bd XXXVII, p. 117.

Quelques lignes seulement sur le réseau de Purkinje. Les cellules constituant les travées sont séparées par des cloisons de ciment et sont situées dans les lacunes de celui-ci qu'elles remplissent comme les pierres d'un mur entre le mortier qui les réunit.

1866. EBERTH (C.-J.) und BELAJEFF (A.). *Virchow's Archiv*, Bd XXXVII, p. 131. Ueber die Lymphgefässe des Herzens.

Les A. montrent les différences qui existent entre les fibres de Purkinje et les lymphatiques sous-endocardiques.

1867. OBERMEIER. Ueber Struktur und Textur der Purkinje'schen Fäden. *Reichert's Archiv f. Anat., Physiol. und wissench. Medicin*, p. 245-255 et p. 358-386, 2 pl., 16 fig.

L'A. a fait des examens directs de pièces fraîches ou durcies dans des liquides variés. Il a trouvé les filaments de Purkinje chez le Mouton, le Bœuf, le Porc, le Cheval, le Chien, l'Oie, le Pigeon, le Poulet. Il n'en a pas trouvé chez l'Homme, le Chat, le Lièvre, le Lapin, la Souris, la Grenouille. Il en a constaté la présence dans les cordages tendineux qui vont d'une travée musculaire à l'autre, dans ceux qui vont de la pointe des muscles papillaires aux valvules cardiaques. Il n'y en a aucune trace dans l'endocarde des valvules semi-lunaires, mais il y en a jusqu'au-dessous d'elles dans la partie artérielle des ventricules. Il n'en existe pas dans l'endocarde auriculaire. Dans le feuillet viscéral du péricarde on trouve des filaments qui leur ressemblent, mais qui ne sont en réalité que des filaments fibreux. Les filaments de Purkinje se terminent en partie dans l'endocarde par des extrémités mousses ou pointues, en partie dans la profondeur du myocarde où ils se transforment en

fibres musculaires sans qu'on puisse constater une limite nette entre les filaments et les fibres musculaires qui leur font suite.

Les grains et les fibrilles des fibres de Purkinje ne sont pas séparables les uns des autres. Il existe des fibrilles striées sur toutes les faces du grain et à son intérieur. Les fibres intermédiaires sont à ranger dans le domaine des illusions optiques : les faces latérales n'étant pas absolument verticales, on y voit simultanément plusieurs fibrilles et d'autre part il y aussi à ce niveau une ombre plus marquée provenant de l'adossement de ces parois. Le trajet des fibrilles n'est pas toujours parallèle à l'axe du filament. L'A. décrit trois principales formes de grains qui établissent une transition entre la fibre de Purkinje et la fibre cardiaque.

En ce qui concerne le rôle des fibres de Purkinje il fait des objections aux théories d'Arby, de Remak et de Reichert, mais n'exprime pas d'opinion personnelle.

*1867. Kölliker (A.). *Handbuch der Geweblehre des Menschen*, 5e édition allemande.

1868. Kölliker (A.). *Éléments d'histologie humaine*, 2e édition française revue et corrigée d'après la 5e édition allemande par le Dr Marc Sée, p. 748.

« Les filaments de Purkinje représentent une forme embryonnaire des fibres musculaires du cœur, développée d'une façon spéciale relativement au volume des cellules, et présentent des transitions variées vers les fibres formées de cellules fusionnées. »

1868. Lehnert (M.). Ueber die Purkinje'schen Fäden. *Archiv f. mikrosk. Anatomie*, Bd IV, p. 26-44, 1 pl., 14 fig.

L'opinion de M. Lehnert ayant été très discutée et, à notre avis, mal comprise, voici, pour éclaircir la question, quelques extraits du résumé que l'auteur fait lui-même de son travail : « Les fibres de Purkinje se trouvent seulement dans le cœur d'un petit nombre de Mammifères : Mouton, Bœuf, Chèvre, Porc, Cheval, Chevreuil. Elles siègent directement sous l'endocarde et envoient aussi des branches dans la profondeur de la musculature cardiaque. Elles se composent de bandes de fibrilles musculaires striées en travers qui naissent de la substance musculaire du cœur et qui, dans leur parcours, s'entrecroisent et s'entrelacent de la manière la plus variée, parfois dans le sens de la largeur seulement, mais la plupart du temps aussi dans celui de la profondeur, formant ainsi en général un réseau de mailles qui donne au filament l'aspect d'une structure cellulaire. D'autres trousseaux de fibrilles, ou les prolongements des premières, traversent ces mailles dans les directions les plus diverses, et les remplissent complètement, ou en laissant subsister des lacunes où se trouve une substance hyaline, gélatineuse. En outre on trouve constamment dans les mailles des noyaux musculaires avec des granulations pigmentaires et quelques gouttelettes graisseuses.

Cette masse hyaline, avec les noyaux musculaires, n'est pas autre chose, comme le montre l'histoire du développement, que le reste du matériel de formation qui a servi à l'élaboration des filaments de Purkinje. La terminaison de ces faisceaux de fibrilles et par là des filaments eux-mêmes se fait par transformation progressive en faisceaux musculaires striés ordinaires . . . . . .

. . . . . Rien ne vient à l'encontre de l'opinion que les fibres de Purkinje sont une formation analogue à la musculature cardiaque ordinaire, qu'elles ne sont qu'un groupement particulier des fibrilles : on ne peut invoquer là contre ni la présence de noyaux musculaires plus nombreux qu'ailleurs, ni celle d'une substance albuminoïde et granuleuse, vestige de la vie embryonnaire..... Nous voyons quelque chose d'analogue dans les entrecroisements et entrelacements des faisceaux musculaires du cœur en beaucoup d'endroits. Ces faisceaux, en marchant dans

les directions les plus variées, forment un réseau comparable à celui que nous montrent les filaments de Purkinje. »

L'A. a étudié le développement des fibres de Purkinje sur des embryons de Mouton de 6, 9 et 12 centimètres.

1869. FRISCH (A.). Zur Kenntniss der Purkinje'schen Fäden. *Sitzungsbericht der kais. Akad. der Wiss. in Wien.* Mathem. naturw. Klasse, Bd LX, 2e partie, p. 341-348, 1 pl., 4 fig.

L'A. décrit une disposition particulière du réseau de Purkinje qu'il a observée dans le ventricule gauche du Mouton, et aussi chez la Chèvre, le Bœuf, le Cheval : c'est l'existence d'un faisceau volumineux, formé de la réunion de deux faisceaux plus petits, au niveau de l'*ostium arteriosum* Ce faisceau se perd en passant dans le myocarde au-dessous de l'origine de l'aorte.

L'A. remarque que les filaments de Purkinje sont plus nets chez les animaux adultes que chez les jeunes, par suite de l'absence chez les jeunes de la masse gélatineuse centrale, ce qui va à l'encontre de l'opinion de M. LEHNERT sur cette substance albuminoïde gélatiniforme. Chez les embryons de Porc de 6 à 9 centimètres, on trouve un réseau protoplasmique granuleux, renfermant des noyaux, aux dépens duquel se forment et se délimitent des cellules plates, polygonales, montrant plus tard une striation longitudinale et transversale. Ce n'est que dans la première année de la vie que ces cellules prennent l'aspect de grains en se gonflant d'une substance albuminoïde spéciale.

1870-1871. SCHWEIGER-SEIDEL (F.). *Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere*, von S. STRICKER, Bd I, cap. VII, p. 183.

Les cellules de Purkinje sont des cellules cardiaques embryonnaires. Mais l'embryologie seule pourra établir le rapport exact qu'il y a entre ces éléments et les fibres cardiaques adultes.

Édition anglaise. Voyez § I. Vol. I p. 252-253.

1875-1882. RANVIER (L.). *Traité technique d'histologie*, p. 533-538, 3 fig.

Isolement des cellules de Purkinje par la potasse à 40 p. 100. — Les fibres de Purkinje sont formées par une série de cellules musculaires arrêtées dans leur développement; elles représenteraient des fibres cardiaques embryonnaires.

1876. HENLE (J.). *Handbuch der system. Anat. des Menschen.* Bd III: Handbuch der Gefässlehre des Menschen, p. 63.

Les fibres de Purkinje existeraient chez l'Homme pendant les premiers mois de la vie. C'est une simple affirmation sans preuve. Ce seraient des couches nouvelles, saisies en voie de formation, de la partie musculaire de la paroi cardiaque.

1877. GEGENBAUR (C.). Notiz über das Vorkommen der Purkinje'schen Fäden. *Morph. Jahrbuch*, Bd III, p. 633-634.

Dans le cœur d'un Homme de quinze ans, l'A. a trouvé des fibres de Purkinje à l'intérieur du myocarde. Dans plusieurs points de la paroi ventriculaire droite, entre les coupes transversales des lamelles musculaires, on voyait des cellules constituant des filaments de Purkinje tout à fait analogues à ceux des Ruminants. En quelques points ces cellules formaient trois rangs, en d'autres points un seul rang, toujours très

distincts des images voisines représentant la coupe des fibres musculaires. Le même fait a été observé aussi dans l'axe d'une trabécule charnue du même ventricule. Pas de figure.

1879. DURAND (A.). *Étude anatomique sur le segment contractile, etc.*, p. 50-60. Voy. § 1.

Description détaillée de la gaine qui est fenêtrée. Les travées de Purkinje pénètrent dans l'épaisseur des cordelettes tendiniformes qui réticulent la paroi interne des ventricules et se bifurquent avec elles. A ce niveau elles sont entourées par une gaine colossale de tissu conjonctif qui n'est qu'une dépendance du tissu fasciculant du myocarde et a la structure d'un tendon minuscule. Ces petits tendons, pourvus d'un axe contractile, sont des tenseurs actifs de la paroi ventriculaire et jouent par conséquent un rôle dans la contraction cardiaque. Cette opinion est corroborée par ce fait que chez l'Homme et les animaux dépourvus de fibres de Purkinje, cet axe contractile est formé de cellules cardiaques placées bout à bout.

1880. RANVIER (L.). *Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire*, p. 297-303. Leçons faites en 1875-1876.

Étude du réseau de Purkinje après macération dans l'alcool au tiers, après fixation par l'acide osmique, après imprégnation par le nitrate d'argent, après dissociation par la potasse à 40 p. 100. Il n'existe pas de différence appréciable au point de vue morphologique entre un élément musculo-formatif en voie de développement et une cellule de Purkinje.

*1886. SCHMALTZ. Die Purkinje'schen Fäden im Herzen der Haussäugethiere. *Arch. f. wissench. und prakt. Thierheilkunde.*

Les fibres de Purkinje ne constituent pas un organe musculaire particulier et, surtout, ne sont pas formées des cellules musculaires, car la périphérie du protoplasma de ces cellules est entourée par un réseau indépendant de fibrilles striées qui tirent leur origine des fibres du myocarde. Les filaments de Purkinje constitueraient un organe particulier à parois musculeuses, dont les cellules, munies seulement de protoplasma et sans écorce striée, seraient peut-être un appareil musculo-nerveux terminal. L'A. n'apporte aucune preuve à l'appui de cette opinion.

[D'après les analyses de MINERVINI (1898) et MARCEAU (1902).]

1893. RENAUT (J.). *Traité pratique d'histologie*, t. 1, p. 684-697.

Description de deux systèmes de fibrilles constituant les feuillets musculaires, profond et superficiel.

1898. MINERVINI (R.). Particolarità di struttura delle cellule muscolari del cuore. *Anat. Anzeiger*, Bd XV, p. 7-15.

L'A. ne consacre que quelques paragraphes aux cellules de Purkinje. Il ne dit rien de nouveau sur leur structure. Mais il s'élève contre l'opinion classique sur leur nature. Ce ne sont pas des cellules musculaires cardiaques arrêtées dans leur développement, car les cellules cardiaques, durant leur évolution embryonnaire, ne passent jamais par aucun stade ressemblant, même de loin, aux cellules sphéroïdales de Purkinje. Pour lui, ce seraient des formes d'involution des cellules musculaires sous-endocardiques, des formes hydropiques de cellules musculaires communes ou des cellules restées imparfaites et sans fonction.

1900. EBNER (V. VON). Ueber die Kittlinien der Herzmuskelfasern.

Sitzungsbericht der k. Akad. der Wiss. in Wien, math. nat. Klasse, Bd CIX, 3e partie, p. 700-711.

Dans les filaments de Purkinje, les fibrilles passent sans discontinuité d'une cellule à l'autre.

1901. HOYER (H.). Ueber die Continuität der contractilen Fibrillen in den Herzmuskelzellen. *Bull. internat. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*, p. 205-215. Voy. § 1.

1901. MARCEAU (F.). Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. *C. R. de la Soc. de Biologie*, t. LIII, p. 653-655.

1902. MARCEAU (F.). Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. *Bibliographie anatomique*, t. X, p. 1-70, 17 fig. dans le texte, 2 pl. avec 16 fig. Voy. § 1.

1902. HOFFMANN (H.-K.). Beitrag zur Kenntniss der Purkinje'schen Fäden im Herzmuskel. *Zeitschrift f. wissench. Zool.*, Bd LXXI, p. 486-507, 2 pl., 19 fig.

Ce travail est résumé en note dans le texte.

1902 EBNER (V. VON). *A. Kölliker's Handbuch der Geweblehre des Menschen*. VIe Auflage, Bd III, p. 617-619 et p. 626.

Au sujet des contradictions entre les auteurs, en ce qui concerne les espèces animales chez lesquelles existent les fibres de Purkinje, l'A. croit qu'on a confondu avec de véritables fibres de Purkinje des fibres myocardiques renfermant un sarcoplasma abondant. On en trouve de semblables chez l'Homme sous l'endocarde. Il arrive même que ces fibres tubuleuses situées les unes à côté des autres se fusionnent entièrement par leur manteau de fibrilles et constituent ainsi, en fait, une forme de transition entre les vraies fibres myocardiques et les cellules de Purkinje.

§ 3

Le Milieu intérieur

TISSU CONJONCTIF — VAISSEAUX SANGUINS ET LYMPHATIQUES

*1787. MASCAGNI. *Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et ichonographia.*

*1789. CRUIKSHANK (W.). *Geschichte und Beschreibung der einsaugenden Gefässe des menschlichen Körpers*. Leipsig.

*1844. GURLT. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugethiere.*

*1859. LEYH. *Anat. der Haussäugethiere mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes.*

*1861. TEICHMANN. *Das Saugadersystem.*

*1863. LUSCHKA. *Die Anatomie des Menschen*, Bd I. 2 Abth.

Toutes les indications bibliographiques qui précèdent sont empruntées à EBERTH et BELAJEFF (1866), qui résument de la façon suivante les données fournies par les auteurs qui les ont précédés :

Le premier qui ait parlé des lymphatiques du cœur, si l'on en croit MASCAGNI, fut RUDBECK : « A Rudbekio accepimus prima lymphaticorum specimina. » Il ne s'agit là que des vaisseaux lymphatiques du péricarde viscéral, lesquels prennent naissance dans la graisse du cœur. Un grand nombre d'anatomistes font ultérieurement mention des vaisseaux lymphatiques du péricarde viscéral, avec ses grosses et fines branches (NUCK, CASSEBOHM, CRUIKSHANK et d'autres). Leur parcours dans les sillons du cœur et leur conjugaison en gros troncs à la racine du cœur sont décrits, et on recommande comme les meilleurs moyens d'étude la macération dans l'eau ou l'injection de mercure. Parmi les récents observateurs, TEICHMANN mentionne les troncs lymphatiques de la surface du cœur. D'après LUSCHKA, le myocarde est riche en fins réseaux lymphatiques qui se rendent aux sillons du cœur, y forment des troncules plus épais et gagnent la concavité de la crosse de l'aorte où ils penètrent dans des ganglions lymphatiques. Le tissu sous-séreux du pericarde interne renfermerait aussi de nombreux lymphatiques. En ce qui concerne le péricarde externe, on n'a que des notions négatives ou discordantes. TEICHMANN et LUSCHKA n'y ont trouvé aucun lympathique. GURLT ne mentionne que les lymphatiques de la face externe du cœur et du péricarde du Cheval. D'après LEYH, chez le Cheval, les lymphatiques naissent à la fois à la surface et dans la substance du cœur. Les superficiels siègent sous le revêtement séreux, se réunissent avec les profonds et avec ceux du péricarde et s'en vont en partie aux ganglions du médiastin et en partie aux bronchiques.

1866. EBERTH (C.-J.) and BELAJEFF (ALEX.). Ueber die Lymph-

gefässe des Herzens. *Virchow's Archiv*, Bd XXXVII, p. 124-131, 1 pl. avec 3 fig.

Recherches faites sur l'Homme, le Veau, le Bœuf, le Porc, le Mouton, le Cheval, le Lapin, le Chien et le Chat. Injections dans les branches périphériques ou par piqûre du myocarde; imbibition.— Bleu de Berlin ou carmin dissous dans l'eau ; liquide de BEALE ; nitrate d'argent à 0,5 p. 100. Au point de vue de la structure des lymphatiques, de leur richesse et de leurs divisions, il n'y a pas grande différence entre les divers animaux, ni entre les diverses parties du cœur : feuillet viscéral et pariétal du péricarde, endocarde. Les lymphatiques paraissent un peu plus rares chez l'Homme, mais ceci est peut-être dû aux lésions du cœur. Pas de lymphatiques dans les cordages tendineux ni dans les valvules ; moins dans les oreillettes que dans les ventricules. Il y en a peu dans le myocarde : les A. n'ont pu les suivre, à partir du péricarde ou de l'endocarde, qu'à environ un centimètre de profondeur. Les A. décrivent sommairement les réseaux de l'endocarde et du péricarde soit dans les oreillettes, soit dans les ventricules. Il n'y a pas de communication entre les lymphatiques de l'endocarde et ceux du myocarde ou du péricarde viscéral. Les A. ont pris pour un endothélium lymphatique l'endothélium des capillaires sanguins.

1870. SCHWEIGER-SEIDEL (F.). Voir § 1.

1871. WEDL (C.). Histologische Mittheilungen. § 3. Ueber die Lymphgefässe des Herzens. *Sitzungsbericht der kais. Akad. der Wissench. in Wien*, Mathem. naturwiss. Klasse. Bd LXIV, Abth. I, p. 402-405, 3 fig.

Description sommaire des lymphatiques du péricarde chez le Cheval, le Mouton, le Chien, l'Homme, après injection de bleu de Prusse. — L'A. n'a pas réussi à démontrer des lymphatiques dans l'endocarde du Cheval, du Mouton, de l'Homme. EBERTH et BELAJEFF semblent les avoir démontrés chez le Veau, mais WEDL n'a pas contrôlé. Il rappelle l'opinion d'EBERTH et BELAJEFF, que les lymphatiques sont rares dans le myocarde. Enfin il a injecté les lymphatiques du péricarde pariétal chez le Mouton, moins nettement chez le Chien, et n'a obtenu chez l'Homme aucun résultat positif.

1874. SCHUMKOW (J.). Versuche die Lymphgefässe des Pericardiums auf natürlichen Wege zu füllen. *Pflüger's Archiv*, Bd VIII, p. 611.

Lavage préalable de la cavité péricardique avec une solution froide de NACL à 6 p. 100, pour vider les lymphatiques de leur contenu et éviter les précipités qui se formeraient avec la solution de bleu. Ensuite injection de solution de bleu de Berlin dans la cavité péricardique. Les lymphatiques du péricarde s'injectent spontanément.

1874. SKWORZOW (J.). Zur Histologie des Herzens und seiner Hüllen (Lymphbahnen und Nerven). *Pflüger's Archiv*, Bd VIII, p. 611-613.

Les ventricules, les oreillettes et le péricarde proprement dit possèdent chacun un système individuel de vaisseaux lymphatiques. Les fentes intermusculaires de HENLE dans le myocarde sont des espaces lymphatiques qui s'ouvrent dans les lymphatiques sous-séreux. Le feuillet séreux propre du péricarde est très pauvre en vaisseaux sanguins et lymphatiques. Le feuillet séreux est traversé par des espaces lymphatiques qui font communiquer la cavité péricardique avec le réseau sous-séreux. Ces espaces ne laissent pas passer dans la cavité péricardique les particules

fines en suspension dans la masse à injection, mais ils les laissent suivre le trajet inverse. L'absorption est effectuée dans le péricarde, comme dans les autres séreuses par des stomates qui conduisent dans les vaisseaux lymphatiques.

[Les deux publicattons qui précèdent ne sont que des analyses publiées par les *Pflüger's Archiv* et comprises dans le *Bericht über die physiol. und histol. Mittheil.* die auf der 4 Versammlung russischer Naturforscher zu Kasan gemacht wurden, übersetzt und redigirt von N. Kowalesky und C. Arnstein.]

*1874. Skwartzoff (I.). *Materialen zur Anat. und Histol. des Herzens und seiner Hüllen.* Inaug. Dissert. St-Pétersburg (en russe).

[Analyse in *Hoffmann und Schwalbe's Jahresbericht über die Fortschritte der Anat. und Physiol.*, 1874, Bd III, p. 167.]

Il semble, malgré la légère différence d'orthographe dans les noms et prénoms que Skworzow et Skwartzoff ne sont qu'un seul et même auteur. Les deux travaux cités sous ces noms paraissent aboutir à des conclusions identiques. Nous trouvons en outre dans l'analyse du travail de Skwartzoff que l'A. dit avoir démontré l'endothélium, à l'aide du nitrate d'argent, dans tous les lymphatiques du cœur; que les lymphatiques des ventricules ne communiquent pas avec ceux des oreillettes; que l'A. n'a pu injecter des lymphatiques quelconques dans les oreillettes, ce qui, d'après lui, n'exclut pas leur existence.

1874. Sappey (Ph.-C.). *Anatomie, physiologie, pathologie des vaisseaux lymphatiques considérés chez l'Homme et les Vertébrés.* Vaiss. lymph. de l'appareil de la circul., p. 103-107, pl. 39. Paris, Delahaye et Lecrosnier.

Étude des lymphatiques à l'aide des injections de mercure. Homme, Cheval, Bœuf, Veau, Ours, Chien. L'A. décrit les lymphatiques des ventricules (surfaces externe et interne), des oreillettes, et la communication entre les premiers et les seconds. Il dit qu'ils ont pour constante et unique origine le tissu musculaire, mais ne donne aucune description des lymphatiques intramusculaires. Il donne des figures macroscopiques montrant de gros troncs lymphatiques faisant communiquer le réseau sous-endocardique avec le sous-péricardique en traversant le myocarde.

1876. Henle (J.). Voir § II. Bd III. Lymphatiques, p. 432 et 440. Description des fentes, p. 54-61.

En ce qui concerne les lymphatiques, rien d'original.
Nous avons reproduit dans le texte la description des fentes dites de Henle.

*1877. Toldt (C.). *Lehrbuch der Geweblehre.*

Met en doute l'opinion de Schweiger-Seidel (1870).

1878. Bizzozero (G.) et Salvioli, (G.). Studi sulla struttura et sui linfatici delle sierose umane. Parte terza : sulla struttura et sui linfatici del pericardio. *Archivio delle science mediche*, t. II, p. 259-266, 1 pl.

Les A. décrivent les lymphatiques du péricarde pariétal et du péricarde

viscéral. Dans ce dernier deux réseaux : l'un superficiel, sous-endothélial, l'autre sous-séreux. Injections de bleu de Prusse soluble.

1878. SALVIOLI (G.). Sulla struttura et sui linfatici del cuore. *Archivio delle science mediche*, t. II, p. 379-386, 1 pl., 4 fig.

Recherches sur l'Homme et la Brebis. Injections de bleu de Prusse. Les lymphatiques du cœur sont des vaisseaux vrais qui forment un réseau entre les fibres musculaires, se terminent sous l'endocarde et aboutissent aux gros lymphatiques soit par l'intermédiaire du réseau péricardique, soit directement en suivant le cours des vaisseaux sanguins. L'A. ne donne aucun détail sur sa technique. Il dit que les lymphatiques du myocarde sont limités par un endothélium démontrable par le nitrate d'argent, mais il ne fait pas cette démonstration.

1879. CADIAT. Note sur l'anatomie et la physiologie du cœur. *Bull. de l'Acad. de méd.*, 2e série, t. VIII, p. 69-71.

Il n'y a pas dans l'endocarde de vaisseaux sanguins ni lymphatiques, non plus que dans les valvules.

1880. RANVIER (L.). Voir § 1.

Le cœur du Mouton peut être considéré comme une éponge lymphatique. Injection de bleu de Prusse soluble. L'A. n'a pas fait lui-même d'imprégnation par le nitrate d'argent.

*1880. LANGER (L.). Ueber die Blutgefässe der Herzklappen des Menschen. *Sitzungsber. der k. Akad. der Wissench. in Wien*, Bd LXXXII, 3 Abth., p. 208. [Cité d'après DARIER (1888).]

*1882. NAWALICHIN (J.-G.). Ueber das lymphatische System des Herzmuskels. *Beilage zu den Protokollen des Gesellsch. der Naturforscher an der kais. Universität in Kazan*, n° 62.

Injections interstitielles de gélatine au bleu de Prusse ou de solutions de sels d'argent, après injection préalable des vaisseaux sanguins par l'artère coronaire avec de la gélatine au bleu de Prusse. Les vaisseaux sanguins et les fibres musculaires sont entourés d'espaces lymphatiques. Après argentation on voit un revêtement endothélial complet sur les fibres musculaires et sur l'adventice des vaisseaux sanguins de fort calibre un périthélium. L'A. compare le cœur à une éponge dont les trabécules seraient représentées par les éléments des tissus, et les cavités par les lymphatiques.
[D'après l'analyse du *Schwalbe's Jahresbericht* 1882, t. XI, 1 abth., p. 95-96.]

1885. BIANCHI (S.). Le arterie coronarie del cuore. *Lo Sperimentale*, t. LV, p. 277-281.

Travail d'anatomie descriptive.

*1886. COEN (E.). Sulla vascularizazione delle valvole cardiache. *Boll. della Soc. med. di Bologna*.

1886. COEN (E.). Ueber die Blutgefässe der Herzklappen. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XXVII, p. 397-403, 1 pl., 2 fig.

[Voir DARIER (1888).]

1886. BIANCHI (S.). Nuove ricerche sui linfatici del cuore. *Lo Sperimentale*, t. LVIII, p. 376-386.

Travail important qui a été analysé en détail dans le texte.

1887. MASINI (O.). Sui linfatici del cuore. *Archivio delle science mediche*, vol. XI, p. 359-366, 1 fig.

Même observation que pour le travail précédent.

1887. LANGER (L. VON). Ueber die Blutgefässe in den Herzklappen bei Endocarditis valvularis. *Virchow's Archiv*, Bd CIX, p. 465-476, 1 pl., 3 fig.

[Voir DARIER (1888).]

1888. CURTIS (F.). Structure des valvules sigmoïdes de l'aorte et de l'artère pulmonaire; vascularité de la tunique moyenne des gros vaisseaux. *C. R. de la Soc. de biol.*, p. 591-594.

Les valvules sont dépourvues de vaisseaux sanguins; l'aorte au contraire et l'artère pulmonaire en contiennent jusqu'au niveau de leur tunique moyenne.

1888. DARIER (J.). Les vaisseaux des valvules du cœur chez l'Homme à l'état normal et pathol. *Arch. de physiol. normale et pathol.*, p. 35-59 et 151-180, 3 fig. dans le texte, 1 pl. avec 5 fig.

Les recherches de Darier ont mis au point d'une façon qui semble définitive la question de la vascularisation des valvules cardiaques. A l'état normal chez l'Homme les valvules sigmoïdes des orifices aortique et pulmonaire ne renferment jamais de vaisseaux; il n'existe jamais de vaisseaux dans la portion fibro-élastique des valvules auriculo-ventriculaires; les valves de la tricuspide et la valvule mitrale gauche sont, dans la règle, tout entières fibro-élastiques; la valve aortique de la mitrale présente seule à sa partie supérieure une région charnue, vasculaire, qui n'excède pas habituellement le sixième de la hauteur de cette valve; chez le nouveau-né, on voit des faisceaux musculaires pénétrer plus ou moins avant dans toutes les valvules auriculo-ventriculaires, ils sont accompagnés de vaisseaux, ces muscles et ces vaisseaux n'atteignent pas le quart inférieur de la valvule. A l'état pathologique il en est tout autrement. Nous ne pouvons nous étendre ici davantage sur ce sujet. Nous renvoyons pour l'historique de la question au mémoire de DARIER, et nous signalons un peu plus loin quelques travaux plus récents.

1891. LACROIX (E.). *Contrib. à l'histol. normale et pathol. du péricarde.* Thèse de Lyon.

Voir le texte où ce travail est cité au § Lymphatiques.

1893. RENAUT (J.). Voir § 1.

Voir le texte.

1894. MARTIN (H.). *Recherches anatomiques et embryologiques sur les artères coronaires du cœur chez les Vertébrés.* Thèse de Paris.

I. — Les artères coronaires, qui chez les Poissons sont d'origine extracardiaque, conservent encore cette disposition chez les larves de Batraciens.
II. — Chez les larves de Batraciens, l'apparition de la coronaire branchiale coïncide avec la transformation de la cellule embryonnaire cardiaque en fibre définitive.
III. — Les Batraciens adultes possèdent une coronaire secondaire correspondant au système vasculaire définitif.
IV. — Les Mammifères n'ont pas, dans leurs premières phases, de vaisseaux comparables à ceux des Batraciens et des Poissons.
V. — Les artères coronaires sont des *vasa vasorum*.
VI. — L'artère coronaire gauche apparaît la première chez l'embryon du Lapin au douzième jour. Le bulbe n'est pas encore séparé en aorte et artère pulmonaire.
VII. — Elle débute par un *bourgeon plein*, les cellules sont de nature endothéliale.
VIII. — L'aspect de ce bourgeon est analogue à celui de la plupart des glandes.
IX. — Le bourgeon se creuse de vacuoles intercellulaires. Ces vacuoles se mettent ensuite en communication avec la cavité du bulbe aortique.
X. — Son extension se fait par un bourgeon plein du côté du péricarde, subissant les mêmes phénomènes évolutifs que le bourgeon originel.
XI. — Les cellules du bourgeon me semblent former l'endothélium de l'artère coronaire future, tandis que le tissu enveloppant fournit les éléments des autres tuniques.
XII. — Les cellules centrales du bourgeon ne me paraissent pas contribuer à former les globules rouges du sang.

1895. RANVIER (L.). Morphologie du système lymphatique. De l'origine des lymphatiques dans la peau de la Grenouille. *C. R. de l'Acad. des sciences*, t. CXX, p. 132-136.

1895. RANVIER (L.). Étude morphologique des capillaires lymphatiques des Mammifères. *Ibid.* t. CXXI, p. 856-858.

1895. RANVIER (L.). Développement des vaisseaux lymphatiques. *Ibid.*, t. CXXI, p. 1105-1109.

1895. SEIPP (L.). Das elastische Gewebe des Herzens. *Anat. Hefte*, Heft XVII, p. 61-116, 2 pl., 12 fig.

Voir le texte.

*1896. DOCH (G.). Some notes on the coronary arteries. *The med. and surg. Report*, vol. CXXV, p. 1-7.

*1896. HEYNEMANN (N.). Ueber die Art der Blutgefässvertheilung im Herzen. *Verhandl. der phys. Gesellsch. zu Berlin* et *Arch. für Physiol.*

[Cité d'après l'analyse du *Schwalbe's Jahresbericht*, 1896, 2e partie, p. 373.]
Voir le texte.

1896. DRAGNEFF (S.). *Recherches anatomiques sur les artères coronaires du cœur chez l'Homme.* Thèse de Nancy, 1896-1897.

Travail d'anatomie descriptive. Description complète et nouvelle des coronaires et de leurs branches. Absence habituelle d'anastomoses entre les deux coronaires. Les cercles méridien et équatorial n'existent ordinairement pas.

1897. NYSTRÖM (G.). Ueber die Lymphbahnen des Herzens. *Arch. für Anat. und Physiol.* Anat. Abtheil., p. 361-377, 1 pl.

Historique complet de la question et recherches originales. Pour ces dernières, voir le texte.

* 1897. COLUCCI (V.). Su di un caso di lacerazione del cuore bovino et di una particolarità istologica delle arterie coronarie. *Rend. della R. Accad. di Bologna*, 30 maggio 1897.

[Cité d'après l'analyse du *Schwalbe's Jahresbericht*, 1897, 3e partie, p. 584.] Voir le texte.

1897. WEBER (A.) et DEGUY (M.). La région mitro-aortique ; étude anatomique et pathologique. *Arch. de méd. expérim. et d'anat. pathol.*, p. 235-249 et 339-378, 6 fig.

1898. WEBER (A.) et DEGUY (M.). Du rôle des hémorragies intracardiaques dans le rétrécissement mitral. *Presse méd.*, 1er semestre, p. 75-78, 3 fig.

Les A. affirment que, contrairement à l'opinion généralement admise les deux valves de la mitrale ne sont pas privées de vaisseaux et qu'on peut y reconnaître au contraire une vascularisation constante.

1898. DARIER (J.). Les vaisseaux des valvules du cœur. *Presse méd.*, 2e semestre, p. 2-3.

L'A. combat les assertions de WEBER et DEGUY. Il leur reproche en particulier l'absence d'injections artificielles et maintient ses conclusions de 1888.

1898. MEIGS (A.-V.). Voir § 1.

1899. MELNIKOW-RASWEDENKOW (N). Histologische Untersuch. über das elastische Gewebe in normalen und in pathologisch veränderten Organen. *Ziegler's Beiträge*, Bd XXVI, p. 546-590, § VII, Herz, p. 572-578.

Voir le texte.

1899. SMIRNOW (A.-E.). Ueber die Beziehungen zwischen dem Muskel-und elastichen Gewebe bei den Wirbelthieren. *Anat. Anzeiger*, Bd XV, p. 484-488.

Voir le texte.

*1899. PARKER (G.-H.) et DAVIS (FR.-K.). The blood vessels of the heart in Caccharias, Raja and Amia. *Proc. of the Boston Soc. of natural history*, vol. XXIX, p. 163-178.

[Cité d'après l'analyse du *Schwalbe's Jahresb.*, 1899, 3e partie, p. 169-171.]

*1899. PARKER (G.-H.) et DAVIS (FR.-K.). The coronary vessels in the heart of Fishes. *Science*, N. S. vol. IX, p. 314.

[Id. que pour travail précédent.]

1900. PARKER (G.-H.). Note on the blood vessels of the heart of the Sunfish. *Anat. Anzeiger*, Bd XVII, p. 313-316, 1 fig.

Les trois publications qui précèdent sont des travaux d'anatomie descriptive.

*1900. LANGENDORFF (O.). Zur Kenntniss des Blutlaufs in den Kranzgefässen des Herzens. *Arch. f. die ges. Physiol.* Bd LXXVIII, p. 423-439, 7 fig.

[Cité d'après l'analyse du *Schwalbe's Jahresb.*, 1900. 3e partie, p. 156.] Travail de physiologie.

*1900. ZIMMERL (U.). *Ricerche anatomo-comparate sui vasi cardiaci degli animali domestici*. Parma, 36 p., 3 pl.

*1901. GARDINI (A.-L.). Note anatomo-fisiologiche sulle vene del cuore umano. *Rend. d. Assoc. med. chir. di Parma*, an. 2, n° 1.

*1901. MANZONE (V.). Ricerche sulla circolazione del cuore. *Ricerche fatte nel laboratorio di anat. normale della R. Univ. di Roma*, vol. VIII, p. 193-208, 2 pl.

[Cité d'après l'analyse des *Arch. ital. de biol.*, 1902, t. XXXVII, p. 488.] Voir le texte.

*1901. RIZZO (A.). Lo sviluppo e la distribuzione delle fibre elastiche nel cuore del pollo. *Anat. Anzeiger*, Bd XX, p. 353-374, 1 pl.

[Cité d'après l'analyse détaillée du *Schwalbe's Jahresb.*, 1901, 3e partie, p. 124.]
Voir le texte.

*1901. HODGKINSON (A.). Structure of the left auriculo-ventricular valves in Birds. *Journal of Anat. and Physiol.*

[Cité d'après l'analyse du *Schwalbe's Jahresb.*, 1901, 3e partie, p. 148.]

1903. GALLI (G.). Ueber anastomotische Zirkulation des Herzens. *Münchner med. Wochensch.* p. 1146-1148, 6 fig.

L'A. rapporte un cas d'anastomose anormale entre les deux artères coronaires près de leur origine.

1903. ALBRECHT (E.). Voir § 1.

L'A. consacre un long chapitre (Die Lymphbahnen des Herzens, p. 144-165) aux lymphatiques. Nous avons cité dans le texte ce qu'il y a d'original dans son travail.

1903. RENAUT (J.). Sur la tramule du tissu conjonctif. *Arch. d'anat. microsc.*, 1903-1904, t. VI, p. 1-15, 1 pl., 1 fig.

1904. LAGUESSE (E.). Substance amorphe et lamelles du tissu conjonctif lâche. *C. R. de l'Assoc. des Anatomistes*, VIe session, Toulouse, 1904, p. 123-132, 3 fig.

1904. DUBREUIL (G.). Le Picro-bleu. Note sur l'emploi de ce réactif pour la coloration spécifique des fibrilles conjonctives. Application à l'étude du tissu reticulé du ganglion lympathique. *C. R. de l'Assoc. des Anat.* IVe session, Toulouse, 1904, p. 62-63.

TABLE DES MATIÈRES

DU FASCICULE II

INTRODUCTION.

Idée générale du myocarde. — Musculature du cœur sanguin. — Questions controversées et problèmes pendants 143

SECTION PREMIÈRE. — ÉLÉMENTS HISTOLOGIQUES ACTIFS DU MYOCARDE : FIBRES MUSCULAIRES CARDIAQUES

CHAPITRE PREMIER. — *La fibre musculaire rameuse myocardique* . . . 155

§ 1. — Configuration générale des fibres musculaires cardiaques 156
§ 2. — Étude histologique des fibres musculaires cardiaques . . 175
§ 3. — Constitution de la substance contractile 194
§ 4. — La question du sarcolemme. — Exosarcoplasme des fibres myocardiques 209

CHAPITRE II. — *Le trait d'Eberth. — Bandes scalariformes striées*. . 223

§ 1. — Étude analytique du trait ou bande scalariforme striée. . 227
§ 2. — Signification morphologique et fonctionnelle des bandes striées 244
§ 3. — Évolution des bandes transversales scalariformes striées dans la dissociation segmentaire. — Bandes de segmentation 256

CHAPITRE III. — *Le réseau de Purkinje*. 265

§ 1. — Constitution du réseau de Purkinje 273
§ 2. — Tissu conjonctif et vaisseaux. — Gaine lamelliforme des fibres de Purkinje. 287
§ 3. — Signification morphologique et signification fonctionnelle probable du réseau de Purkinje. 290

CHAPITRE IV. — *Évolution de la fibre rameuse myocardique et du réseau de Purkinje* 293

§ 1. — Histogénèse des fibres myocardiques 293
§ 2. — Croissance et hyperplasie des fibres myocardiques. . . . 317
§ 3. — Hypertrophie du myocarde. — Involution. — Régénération des fibres myocardiques. 327
§ 4. — Histogénèse particulière des fibres de Purkinje 342

SECTION DEUXIÈME.

CHAPITRE V. — *Le milieu intérieur myocardique* 347

§ 1. — Le tissu conjonctif du myocarde adulte. 350
§ 2. — Vaisseaux sanguins du myocarde. 365
§ 3. — Lymphatiques. 369

BIBLIOGRAPHIE 381
§ 1. — La fibre rameuse myocardique. 381
§ 2. — Le réseau de Purkinje 400
§ 3. — Le milieu intérieur. 407

Le Gérant : CL. REGAUD.

Lyon. — Imp A. Storck et Cie, 9, rue de la Méditerranée

REVUE GÉNÉRALE
D'HISTOLOGIE

Comprenant l'exposé successif des principales questions d'anatomie générale, de structure, de cytologie, d'histogenèse, d'histophysiologie et de technique histologique.

PUBLIÉE PAR LES SOINS DE

J. RENAUT
Professeur d'Anatomie générale
à la Faculté de Médecine de Lyon,
Membre associé de l'Académie de Médecine.

Cl. REGAUD
Professeur agrégé
Chef des travaux pratiques d'Histologie
à la Faculté de Médecine de Lyon.

Avec la collaboration de savants français et étrangers.

TOME I, FASCICULE 3

A. RUFFINI

LES DISPOSITIFS ANATOMIQUES DE LA SENSIBILITÉ CUTANÉE :

SUR LES EXPANSIONS NERVEUSES DE LA PEAU

Avec 42 figures dans le texte

LYON-PARIS
A. STORCK & Cie, IMPRIMEURS-EDITEURS

1905

Prix du Fasc. 3. — [illegible] fr.

FASCICULE 3

LES DISPOSITIFS ANATOMIQUES DE LA SENSIBILITÉ CUTANÉE

SUR

LES EXPANSIONS NERVEUSES
DE LA PEAU
CHEZ L'HOMME ET QUELQUES AUTRES MAMMIFÈRES

PAR

le professeur ANGELO RUFFINI

Chargé de cours d'Embryologie, Chef des travaux pratiques d'Anatomie à l'Université de Siena

Traduit de l'Italien par

Cl. REGAUD

(Avec 42 figures dans le texte)

Avril 1905.

INTRODUCTION

Μεγα βιβλιόν Μεγα κακόν

Tout sujet, pour être clair et précis, doit être compris entre des limites bien nettes. Les limites que nous assignons à cette revue sont celles qui nous sont indiquées par les observations faites récemment sur le sujet. Si nous nous cantonnons dans un champ qui pourra sembler trop restreint, la raison en est que les travaux analytiques récents sont à la fois assez étendus et bien d'accord, en ce qui concerne les Mammifères supérieurs, tandis qu'ils restent trop fragmentaires relativement aux Mammifères inférieurs et aux autres Vertébrés. Les vastes lacunes qui existent dans cette étude donneraient même à la description un caractère décousu trop évident ; aussi avons-nous préféré ne pas sortir des limites que nous nous étions fixées. Nous n'examinerons donc que les seuls Mammifères, et parmi ceux-ci : l'Homme, le Singe, le Chat et le Chien.

Limites de cette Revue.

Dans le territoire cutané, nous éliminerons les parties qui recouvrent les organes génitaux, et nous ne nous occuperons pas des nerfs des annexes de la peau : cela simplement pour éviter que notre revue ne devienne excessivement volumineuse.

Dans la description des diverses formes d'expansions nerveuses, nous préférons suivre l'ordre topographique, partant du tissu cellulaire sous-cutané et montant jusqu'à l'épiderme.

Contrairement à l'usage actuel, nous ne ferons pas suivre cette revue d'une citation bibliographique complète, parce que nous ne pourrions que copier fidèlement ce que des observateurs récents ont déjà fait dans leurs excellentes monographies. A cet égard, nous

renvoyons le lecteur aux mémoires de Leontowitsch (18), de Dogiel (9) et de Crevatin (6).

L'étude de ce qu'on appelle la terminaison des nerfs dans la peau fut l'objet de nombreuses et patientes recherches. Depuis 1741 (année de la découverte, par Vater, des corpuscules auxquels plus tard on donna généralement le nom de Pacini [1840] parce que cet observateur les étudia avec une exactitude plus grande) jusqu'à aujourd'hui, les morphologistes ont incessamment tourné leur attention sur les nerfs de la peau, parce que beaucoup de problèmes physiologiques attendaient leur solution de l'analyse anatomique. Jusqu'en 1891, la physiologie se trouvait, à vrai dire, quelque peu embarrassée pour attribuer toutes les formes variées de sensibilité dont la peau est le siège aux quatre seules formes de terminaisons connues jusqu'à cette époque. On ne connaissait, en effet, que les corpuscules de Pacini et ceux de Meissner dans le derme, le réseau de Langerhans et les cellules tactiles de Merkel (constituant, par leur ensemble avec les fibres nerveuses, les *terminaisons hédériformes* de Ranvier) dans l'épiderme. De 1891 à aujourd'hui, par l'application des méthodes plus électives au chlorure d'or et au bleu de méthylène, le nombre des formes connues s'est énormément accru, si bien que nous ne croyons pas exagérer en disant que la peau, tant en surface qu'en épaisseur, est littéralement remplie d'expansions nerveuses. Et, tandis qu'avant cette époque les fonctions étaient beaucoup plus nombreuses que les formes, aujourd'hui, par contre, celles-ci ont pris leur revanche sur les premières.

Variabilité des formes.

Non seulement l'analyse moderne nous a fait connaître, comme nous l'avons dit, une notable quantité de formes nouvelles, mais encore elle a apporté une contribution très remarquable à l'étude des variétés des formes elles-mêmes. Nous ne voulons pas parler ici des connaissances, peu nombreuses mais extrêmement intéressantes, que nous possédons sur la variabilité des formes dans la phylogenèse ; mais nous devons nous borner à étudier la variabilité à laquelle peut être sujette une forme, dans chacune des espèces animales chez lesquelles elle a été étudiée. Nous devons aussi ajouter que cette partie de nos connaissance est pour ainsi dire à peine commencée : les observateurs s'étant jusqu'à présent, naturellement, occupés de rechercher les formes plutôt que leurs variétés.

Mais, outre les formes et leur variabilité, un autre problème non moins intéressant est aujourd'hui posé. Ce que l'on a toujours considéré comme les extrémités terminales des nerfs, est-ce réellement cela,

ou bien non? C'est parce que nous nous sommes rangé parmi ceux qui n'acceptent plus l'antique conception de la *terminaison nerveuse*, que nous avons préféré substituer l'expression d'*expansion nerveuse* à la précédente, communément usitée actuellement ; et cela précisément pour ne rien préjuger, pour ne pas paraître clore le terrain des recherches, pour ne pas enchaîner d'avance les idées qui seront la conquête de l'avenir.

« Expansions » et non pas « terminaisons » nerveuses.

Maintenant que sont vaincus la défiance et le misonéisme qui pendant de longues années ont dominé les esprits des hommes de science, sur ce vaste thème de la morphologie, un chemin long et rude nous reste tracé ; nous signalerons dans cette revue celles de ses parties qui méritent de plus attentives et plus vastes recherches. Ne cessons pas de rappeler que l'analyse comparative, encore rudimentaire, et l'étude embryologique, tout à fait vierge, orienteront probablement nos idées vers d'autres concepts dont, en ce moment, nous n'avons peut-être pas même le plus lointain soupçon.

Cela dit, passons à l'exposition des faits.

PREMIÈRE PARTIE

PEAU DE L'HOMME

Chez l'Homme, comme chez les autres Mammifères, nous connaissons la distribution des nerfs dans quelques régions et non dans les diverses parties du territoire cutané. L'attention des observateurs se porte presque exclusivement sur la peau de la paume de la main et de la face palmaire des doigts, ainsi que sur la peau de la plante du pied et de la face plantaire des orteils. Chacun comprend combien il serait intéressant de connaître la distribution des nerfs dans les autres parties de la peau, pour pouvoir les comparer avec les régions connues chez l'Homme et avec le territoire cutané des autres Vertébrés.

Ayant résolu de suivre dans la description l'ordre topographique, il nous paraît intéressant de donner tout d'abord un tableau des diverses couches de la peau, qui servira de canevas à notre description (Ruffini, 33). Topographie des couches de la peau.

Épiderme (Couches d'origine ectodermique)	Couches cornées....	Couche des squames cornées ou de desquamation (Renaut),
		Couche sombre externe,
		Couche claire moyenne,
		Couche sombre interne.
	Couche transparente (Œhl), ou couche cornée basale.	
	Couches de Malpighi	Couche granuleuse, ou de Langerhans, ou des cellules fusiformes,
		Couche des cellules épineuses ou polygonales,
		Couche germinative, ou des cellules cylindriques.

Derme (Couches d'origine mésenchymateuse)	Membrane basale, ou de soutien (basement membran) (1). Couche papillaire, Couche sous-papillaire, Couche réticulaire, Couche, ou pannicule adipeux (ou cellulaire) sous-cutané.

Trajet général des fibres nerveuses dans la peau.

Les fibres nerveuses sensitives, auxquelles est dévolue l'innervation cutanée, arrivées dans la partie la plus profonde du pannicule adipeux sous-cutané, s'entortillent et s'entrelacent de diverses façons, et forment un véritable plexus : le *plexus nerveux cutané profond*. De là, les fibres se dirigent, par un chemin plus ou moins tortueux, vers les couches superficielles de la peau. Parmi elles, nous devons distinguer deux groupes. L'un d'eux, après un trajet plus ou moins court, s'épanouit dans les organes nerveux propres au pannicule adipeux ; l'autre groupe se porte vers la surface de la peau. Ce dernier, après avoir traversé la partie profonde de la couche réticulaire du derme, gagne presque aussitôt la couche sous-papillaire, où il forme un second plexus ; le *plexus nerveux cutané superficiel*. Ce plexus est moins riche que le plexus profond, tant à cause du nombre moins élevé des fibres qui parviennent jusqu'à lui, que parce qu'un certain nombre de celles-ci se rendent directement dans la couche papillaire et dans l'épiderme. Au plexus nerveux profond correspond presque exactement le *réseau vasculaire profond*, tandis que le plexus superficiel est situé un peu plus profondément que le *réseau vasculaire superficiel*.

(1) Tandis que tout le monde admet la membrane basale chez les Vertébrés inférieurs, parce qu'elle est anatomiquement démontrable, quelques-uns la nient chez les Vertébrés supérieurs. Nous considérons comme erronée l'opinion de ces derniers. S'il est vrai que cette membrane, chez les Mammifères et chez l'Homme, n'est pas démontrable anatomiquement, elle l'est, et clairement, par des moyens chimiques.

CHAPITRE PREMIER

EXPANSIONS NERVEUSES DANS LE DERME

---

§ 1er. — Couche ou pannicule adipeux sous-cutané

Dans cette couche du derme, on observe des formes nombreuses et variées d'expansions nerveuses. Nous pouvons les grouper en deux catégories : 1° *corpuscule de* Pacini et leurs variétés (formes intermédiaires et corpuscules de Golgi-Mazzoni) ; 2° *Corpuscules de* Ruffini et leurs variétés (plaques finales ou arbuscules, entrelacs nerveux).

Corpuscules de Pacini

On doit la découverte de ces corpuscules à Vater (44) qui en étudia seulement la forme et l'aspect extérieur. D'ailleurs, l'observation de Vater fut absolument superficielle et incomplète, si bien que l'on s'accorda pour assigner le mérite de cette découverte à l'excellent anatomiste italien Pacini (22) qui, un siècle plus tard (1840), décrivit la topographie de ces corpuscules, leur connexion avec les fibres nerveuses et ceux de leurs caractères histologiques qu'il pouvait voir à cette époque. Depuis lors, de nombreux observateurs en ont fait l'objet spécial de leurs recherches, si bien qu'aujourd'hui nous connaissons presque parfaitement leur structure.

Ce sont de petits corps de forme ovoïde, possédant par conséquent deux pôles. Par l'un deux pénètre la fibre nerveuse myélinique. Leur longueur varie de 1 à 4 millimètres et leur largeur de 1 à 2 millimètres et plus ; ils sont donc visibles à l'œil nu. Quand on dissèque avec précaution un nerf collatéral d'un doigt, ou ses premières

ramifications, on les voit attachés à celles-ci par un mince pédicule qui est leur fibre nerveuse propre. Leur couleur est d'un blanc perlé brillant et, par ce caractère, ils se distinguent des lobules adipeux, qui sont jaune pâle et moins brillants. Ils se trouvent constamment et en grand nombre dans la partie la plus profonde du pannicule adipeux.

Parties constituantes des corpuscules de Pacini.

Ils nous présentent à considérer diverses parties : 1° la capsule ; 2° la massue interne ; 3° la fibre nerveuse centrale ou axiale ; 4° l'appareil nerveux de Timoféew ; 5° les vaisseaux sanguins.

1° Capsule. — La capsule est formée de cette variété de tissu conjonctif qu'on distingue sous le nom de *tissu lamelleux*. Les lamelles sont disposées concentriquement, comme les enveloppes d'un bulbe d'oignon. Elles sont presque toujours très nombreuses (de vingt à soixante) et les externes sont plus écartées que les internes. Dans les espaces interposés entre les lamelles de la capsule se trouve de la lymphe. Quelques auteurs nient l'existence des espaces lymphatiques et croient que les lamelles sont juxtaposées l'une à l'autre. Les lamelles sont formées de tissu conjonctif fibrillaire dense, disposé en deux assises : l'une externe, dans laquelle les fibrilles sont ordonnées longitudinalement, et l'autre interne, avec des fibrilles disposées circulairement. Des trabécules nombreuses et grêles réunissent les lamelles voisines. On peut penser que ces trabécules ne sont pas admises par les quelques auteurs qui nient l'existence des espaces lymphatiques interlamellaires. Il semble que ce point mérite d'être mieux étudié. Chaque lamelle, tant sur sa surface interne que sur sa surface externe, est revêtue de cellules endothéliales dont on peut mettre les contours en évidence par l'imprégnation au nitrate d'argent. Tartuferi (41) et G. Sala (39), avec des méthodes différentes, ont démontré la présence de nombreuses fibres élastiques parmi les fibrilles connectives des lamelles capsulaires. La capsule est la continuation directe de la *gaine lamelleuse* de Henle, ou gaine périnévrique de la fibre nerveuse destinée au corpuscule.

Lamelles.

Endothélium interlamellaire.

2° Massue interne. — La massue est ce corps cylindrique qui se trouve circonscrit par la lamelle la plus interne de la capsule. Elle est creusée d'une cavité où chemine la fibre nerveuse. Tout le monde admettait qu'elle est constituée par une masse protoplasmique molle et granuleuse, parsemée de noyaux allongés. Dogiel (9) ne paraît pas s'associer à cette manière de voir ; il appelle « cavité du corpuscule »

(*Kœrperchenhohlraum*) le territoire — pour ainsi dire — de la massue interne. Le même observateur commet une autre inexactitude, en niant la présence de noyaux dans la massue : celle-ci en est, comme nous l'avons dit, remplie. Seul, Ciaccio (4) soupçonna qu'elle est composée d'une substance conjonctive particulière, paraissant homogène. Nous avons démontré (Ruffini, 36) qu'elle est vraiment constituée par du tissu conjonctif fibrillaire, et nous avons même fait voir qu'elle est la continuation directe de ce que nous avons appelé la *gaine subsidiaire*.

Nature connective de la massue.

3° Fibre nerveuse centrale, ou axiale. — Nous devons tout d'abord prendre connaissance des divers éléments dont se compose la fibre nerveuse avant d'entrer dans le corpuscule. Outre le cylindraxe, nous devons lui distinguer : la gaine de myéline, la gaine de Schwann, la gaine subsidiaire (Ruffini) et la gaine lamelleuse de Henle. Au point d'entrée de la fibre dans le corpuscule, quelques-uns de ces éléments s'arrêtent et les autres se continuent avec certaines parties du corpuscule lui-même. La gaine myélinique et la gaine de Schwann (1) disparaissent en un point bien déterminé, à savoir : au niveau de l'*étranglement préterminal* (Ruffini, 31). Le cylindraxe nu va former la « terminaison » proprement dite. La gaine subsidiaire, en se continuant dans le corpuscule, forme la massue interne. Les lamelles de la gaine de Henle (ou périnèvre) se continuent avec celles du corpuscule.

Sort des gaines du nerf.

Le cylindraxe nu, ou fibre pâle des anciens auteurs, arrivé au delà de l'étranglement préterminal, court directement dans l'axe de la massue interne, et finit à l'extrémité de celle-ci, par un renflement bien évident. Étant donné qu'il s'est manifesté dans ces derniers temps une tendance à revenir à une conception ancienne et abandonnée presque universellement, il est bon de rappeler que Jacubowitsch et Ciaccio ont assigné au renflement terminal la signification et les fonctions d'une cellule nerveuse.

Trajet du cylindraxe.

Tandis que dans certains corpuscules de Pacini la fibre pâle se comporte de la manière que nous venons d'indiquer, dans d'autres au contraire elle peut se diviser (vers son extrémité, vers son milieu, ou même au voisinage de l'étranglement préterminal) en deux ou plusieurs rameaux. Ceux-ci se portent vers l'extrémité de la massue interne,

(1) D'après Dogiel (9) la gaine de Schwann se continuerait avec la capsule du corpuscule.

soit directement, soit en s'enroulant sur eux-mêmes, et s'y terminent comme dans le cas précédent. Ce fait s'observe de préférence dans les corpuscules de petite dimension.

Corpuscules successifs en chapelet.

Il n'est pas rare de voir deux ou plusieurs corpuscules placés en file, à la suite l'un de l'autre ; dans les premiers, la fibre nerveuse ne fait que traverser le corpuscule d'un pôle à l'autre; elle ne se termine que dans le dernier de la série. J'ai observé ce fait avec une certaine fréquence dans le périmysium du Lapin, où j'ai vu jusqu'à quatre corpuscules disposés en file ; j'ai appelé *corpuscules intercalaires* ceux qui précèdent le dernier. Des cas analogues ont été décrits par Henle, Kœlliker, Golgi, Ranvier, Sfameni, G. Sala, etc.

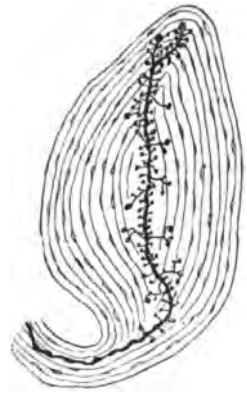


Fig. 1. — Corpuscule de Pacini dans lequel la fibre nerveuse envoie des bourgeons latéraux en forme de mousse ou d'épines.

D'après G. Sala.

Une autre particularité de la fibre pâle, peu étudiée jusqu'à présent et qui mériterait de l'être d'une manière plus approfondie, a été signalée par Retzius (26) et par G. Sala (38). Dans les corpuscules de Pacini du pancréas et du mésorectum du Chat, ces observateurs ont vu la fibre pâle pourvue d'une très grande quantité de bourgeons latéraux en forme de mousses ou d'épines, semblables à celles qu'on observe dans les prolongements protoplasmiques des cellules pyramidales de l'écorce cérébrale ou des cellules de Purkinje.

Cylindraxes moussus.

4° Appareil nerveux de Timofeew (1). — Tandis que la fibre nerveuse centrale ou axiale est fournie par une grosse fibre myélinique, l'appareil de Timofeew, au contraire, est fourni par une fibre nerveuse grêle, avec une gaine myélinique qui n'est pas toujours clairement démontrable. Cette seconde fibre pénètre généralement dans le corpuscule par le même pôle que la grosse fibre; les deux fibres semblent cheminer toutes deux dans la gaine subsidiaire. Un peu au delà de l'étranglement préterminal de la grosse fibre, la fibre grêle se résout

(1) Nous avons écrit le nom de cet observateur comme il se trouve dans son travail de 1895. Dans les travaux suivants et dans celui de Dogiel (9) il est écrit : Timofejeff.

en une quantité plus ou moins grande de filaments minces et variqueux; ceux-ci s'entrelacent les uns avec les autres et vont former tout autour de la fibre axiale cet appareil nerveux particulier et caractéristique auquel, en l'honneur de celui qui l'a mis en évidence le premier, en 1895, j'ai (Ruffini, 35 — dans ce travail on trouvera la bibliographie de cette question) donné le nom d'*appareil nerveux de Timofeew* (1).

Cet appareil paraît ne dépasser que rarement la surface de la massue interne (2), et ne pas contracter de rapports de continuité avec la fibre pâle axiale. Les deux formes d'expansions nerveuses seraient donc indépendantes l'une de l'autre, ou bien il y aurait tout au plus un simple rapport de contact. Toutefois nous conseillons de n'accepter qu'avec beaucoup de prudence comme démontré et certain le rapport en question, les observations que nous possédons actuellement sur ce point n'étant pas de nature à nous autoriser à admettre une chose plutôt que l'autre.

Fig. 2. — Corpuscule de Pacini dans lequel on observe, outre la fibre nerveuse centrale, l'appareil de Timofeew, formé par une fibre nerveuse grêle.

D'après Timofeew.

Nature de l'appareil de Timofeew.

Tandis que la grosse fibre myélinique est sans aucun doute d'origine spinale, nous ne pouvons affirmer qu'il en est de même pour la fibre grêle. Sa gracilité, le fait de ne posséder que peu de myéline ou de n'en point avoir, l'existence de noyaux sur son trajet, les caractères morphologiques spéciaux de l'appareil nerveux qu'elle forme, les rapports que contractent parfois les filaments grêles dérivés de l'appareil de

(1) Crevatin et Dogiel appellent cet appareil *terminaison nerveuse secondaire*. Je ne comprends pas la raison du mot *secondaire*, du moment que la présence de cet appareil en implique la nécessité pour l'accomplissement de la fonction.

(2) Seul Dogiel (9) a décrit récemment des cas dans lesquels les fibres de cet appareil, dépassant la massue, pénétraient dans la capsule.

Timofeew avec des réseaux nerveux spéciaux excessivement fins, sa manière de se comporter (distincte de celle de la fibre axiale) à l'égard de la réaction aurique, une certaine ressemblance existant entre l'appareil de Timofeew et les réticulums ou coiffes délicates disposés autour des cellules dans les ganglions sympathiques, tous ces faits sont en faveur de l'idée exprimée par nous, à savoir que la fibre grêle avec son appareil de Timofeew dériverait du système nerveux sympathique. Outre les fibres nerveuses déjà connues, Dogiel (9) a récemment décrit une ou plusieurs fibres très grêles qui pénètrent dans le corpuscule, et qui paraissent avoir des relations avec ses vaisseaux sanguins. Dogiel attribue à ces fibres une nature sympathique.

Nous avons déjà dit et nous répétons que toutes ces études méritent de plus amples observations.

5° Vaisseaux sanguins. — Comme nous l'avons démontré (33), la vascularisation des plus gros corpuscules de Pacini est notablement plus complète et plus abondante qu'on ne l'avait cru jusqu'à présent.

Les artérioles, presque toujours au nombre de deux, trois ou même plus, peuvent pénétrer dans un corpuscule par un point quelconque de sa périphérie, mais généralement par les pôles. Les veinules, au contraire, aboutissants du circuit endocorpusculaire, sont très nombreuses et sortent par un point quelconque de la périphérie du corpuscule. Artères et veines, mais spécialement ces dernières, forment presque constamment un véritable réticulum spécial, irrégulier et très embrouillé, tout autour du corpuscule. La manière de se comporter des artérioles dans l'intérieur de la capsule est caractéristique A cet égard mes propres observations coïncident presque complètement avec celles précédemment faites par Ranvier. Les artérioles entrées dans le corpuscule donnent des réseaux sur les lamelles les plus externes ; des réseaux partent des rameaux qui, après un décours plus ou moins long et tortueux, viennent former une série d'anses vasculaires sur les lamelles situées en dehors et en dedans. De telle sorte que sur les lamelles externes il y a des réseaux et des anses. De ces vaisseaux capillaires le sang passe dans de très nombreuses veinules; celles-ci se portent à la périphérie du corpuscule, où elles contribuent pour la plus grande part, comme nous l'avons dit, à la formation du réseau péricorpusculaire.

Variétés des corpuscules de Pacini

Toutes les nombreuses variétés des corpuscules de Pacini peuvent être groupées en deux catégories : 1° les formes intermédiaires ou de passage ; 2° les corpuscules de Golgi-Mazzoni.

Formes intermédiaires ou de passage. — Décrites par moi-même en 1896 (30), elles ont été récemment retrouvées par Crevatin (6).

Nous avons déjà vu plus haut que la taille des corpuscules de Pacini classiques, de ceux qu'on peut voir à l'œil nu, est très variable. Nous devons maintenant apprendre à reconnaître les nombreuses autres formes de ces mêmes corpuscules qu'on ne peut voir autrement qu'à l'examen microscopique. Disons d'abord qu'on observe parmi celles-ci aussi la même variabilité de dimensions. Les formes les plus petites de cette longue série sont celles que nous décrirons plus loin sous le nom de *corpuscules de Golgi-Mazzoni*. Entre les gros corpuscules de Pacini classiques et les petits corpuscules de Golgi-Mazzoni, il existe une série ininterrompue de formes intermédiaires ou de passage, dont nous devons maintenant prendre connaissance.

Ces corpuscules sont constitués, naturellement, par les mêmes parties qu'on observe et qu'on distingue dans les formes classiques. Mais nous ne prendrons ici en considération que la massue interne et la fibre nerveuse axiale.

Un des caractères par lesquels cette forme se distingue des corpuscules classiques étant la décroissance graduelle de leurs dimensions, nous observons, corrélativement à ce fait, que la massue interne, tout en restant toujours cylindrique, va en se raccourcissant de plus en plus. Dans les plus petits exemplaires, elle prend même une forme ovoïde. Cette même forme peut être conservée dans les corpuscules de Golgi-Mazzoni, mais on observe plus fréquemment dans ceux-ci la forme globuleuse de la massue. La massue interne des variétés en question est riche en noyaux ; elle est constituée par du tissu conjonctif fibrillaire ; elle est aussi, en effet, la continuation de ma gaine subsidiaire.

Modifications de l'expansion nerveuse.

Les modifications de la fibre axiale sont celles qui méritent le plus d'attirer notre attention. A mesure que le corpuscule se réduit dans ses dimensions, et que, par conséquent, la massue interne se réduit

aussi, la fibre axiale, d'unique qu'elle était dans les formes plus grosses, subit des divisions secondaires en plusieurs rameaux. Ces rameaux ne cheminent jamais parallèlement dans la massue et ne sont pas lisses. Ils s'entortillent à plusieurs reprises ; ils présentent des varicosités de forme diverse et se terminent, à l'extrémité de la

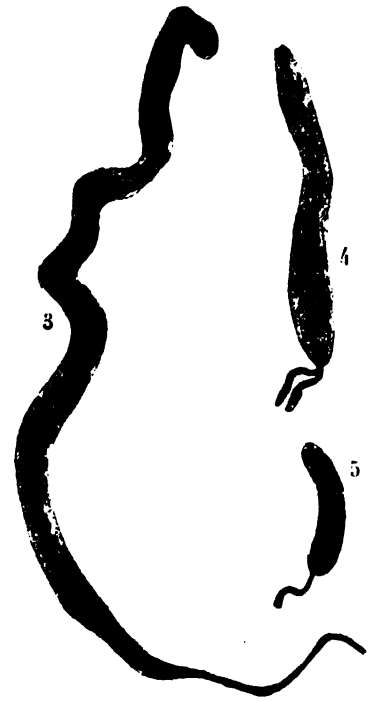


Fig. 3, 4 et *5*. — Trois corpuscules de Pacini, formes intermédiaires ou de passage, dessinés au même grossissement.

D'après Ruffini.

massue, par un renflement plus ou moins volumineux et de forme très variée. Plus le corpuscule est petit, plus la fibre axiale augmente le nombre de ses ramifications et de ses varicosités, jusqu'à se rapprocher graduellement, comme je l'ai clairement démontré et figuré, d'une variété typique à laquelle j'ai donné le nom, généralement accepté, de corpuscules de Golgi-Mazzoni.

Le fait capital qui frappe l'observateur, dans l'étude de ces variétés, est donc le changement de la fibre axiale, corrélatif de la diminution de dimensions du corpuscule Ce changement est déterminé essentiel-

lement par l'entrée en scène de deux facteurs : les divisions et subdivisions de la fibre axiale et l'apparition de nombreuses varicosités. Les divisions et subdivisions atteignent le maximum dans les formes dans lesquelles la fibre axiale n'est pas empelotonnée ; les varicosités cylindraxiles sont aussi plus manifestes et plus nombreuses dans ces mêmes formes. Quant aux renflements terminaux ou aux terminaisons libres renflées, dans la massue interne de ces formes et des autres formes d'expansions nerveuses, il faut se rappeler ce que déclare Dogiel (9), à savoir : que *les soi-disant terminaisons libres dans les appareils terminaux sont le résultat d'une coloration incomplète des ramuscules et des fibres nerveuses.* Il est bon d'avertir que si une telle assertion respecte la vérité dans une grande partie des cas, elle n'est pas à l'abri des exceptions. Pour ne pas sortir du sujet qui nous occupe, il suffit de citer comme exemple le cas des corpuscules de Pacini classiques, dans lesquels la fibre indivise présente à son extrémité un, ou parfois plusieurs renflements évidents et libres.

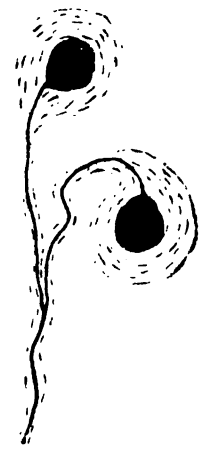


Fig. 6. — Corpuscules de Pacini en forme de tournesol.

D'après Ruffini.

Les corpuscules de la variété intermédiaire se retrouvent parfois dans la partie la plus profonde du pannicule adipeux, à côté des corpuscules classiques ; mais on les observe de préférence dans les assises moyenne et superficielle.

Corpuscules en forme de tournesols.

Nous devons rappeler que, dans le tissu cellulaire sous-cutané, il existe une variété de corpuscules qu'il est très rare de rencontrer. Ils sont caractérisés par leur forme spéciale : ce sont des corpuscules sphériques, avec une massue interne également sphérique et un nombre considérable de lamelles capsulaires. Nous les avons comparés à un tournesol. Je n'ai pas réussi à obtenir une bonne coloration de leurs expansions terminales. Sfameni, plus heureux que moi, en a décrit, comme nous le verrons, des exemples nets chez le Singe, où il put en obtenir de bonnes colorations.

Corpuscules de Golgi-Mazzoni. — Découverts par Golgi en 1880 dans le tissu conjonctif péritendineux et dans le périmysium

externe des muscles de l'Homme, ils furent ensuite mieux étudiés par Mazzoni en 1891, qui fit porter ses investigations minutieuses spécialement sur l'expansion nerveuse. Le premier, en 1894, j'en ai décrit la présence dans le tissu conjonctif sous-cutané de la pulpe des doigts de l'Homme. Leur existence fut depuis confirmée, dans la même région, par Sfameni, Crevatin, Dogiel, etc.

De même que pour toutes les formes et variétés d'expansions nerveuses, on remarque aussi pour ces corpuscules des variations dans leur forme, leur grandeur, ainsi que dans la manière dont se comporte la fibre nerveuse dans la massue interne.

Situation des corpuscules de Golgi-Mazzoni.

Ce sont des corpuscules microscopiques qui peuvent être ronds, ovoïdes, piriformes, fusiformes, cylindriques courts ou longs ; dans ce dernier cas, ils se présentent repliés ou contournés de diverses façons. Leur taille même est variable, si bien qu'aucun observateur ne nous a fourni de chiffres. D'après mes propres observations, celles de Crevatin et de Sfameni, ils se trouveraient dans la partie la plus superficielle du pannicule adipeux, en contact immédiat avec la couche réticulaire du derme ; au contraire, selon Dogiel (9), comme nous le verrons dans la suite, ils se trouveraient échelonnés dans toute l'épaisseur du derme. Fréquemment ces corpuscules affectent un rapport de contiguïté remarquable avec les troncules nerveux. Plus rarement on les trouve si étroitement adhérents à ces troncules, par l'intermédiaire du tissu conjonctif, qu'il devient impossible de les séparer sans léser ou le corpuscule ou le nerf (Ruffini).

Leur structure.

Ces corpuscules nous présentent aussi à considérer : 1° la capsule ; 2° la massue interne ; 3° la fibre nerveuse centrale ou axiale ; 4° l'appareil de Timofeew ; 5° des vaisseaux sanguins.

1° Capsule. — Le nombre des lamelles capsulaires est variable et n'est pas toujours en rapport direct avec la grandeur du corpuscule. Ceux qui ne sont revêtus que d'une seule lamelle sont rares. Quand les lamelles sont nombreuses, on observe entre elles le même rapport que dans les gros corpuscules de Pacini ; les externes sont plus lâchement unies que les internes. Quant à leur structure, leurs cellules endothéliales et leur provenance, ce qui a été dit pour la capsule des corpuscules de Pacini classiques leur est applicable.

2° Massue interne. — Généralement la massue interne reproduit la forme du corpuscule. Dans quelques cas cependant elle s'en éloigne. Elle est très grosse, en comparaison de la petite masse du

corpuscule. Dans les préparations au chlorure d'or, elle apparaît constituée par une substance finement granuleuse, avec de nombreux noyaux ; après coloration par le bleu de méthylène, au contraire, elle apparaît homogène, sans granulations et sans noyaux : cela induisit en erreur Dogiel, qui la considéra comme une cavité contenant de la lymphe. Depuis mes recherches sur la *gaine subsidiaire*, et après tout ce que j'ai dit sur la massue interne des corpuscules de Pacini, je considère comme certain que la massue des corpuscules de Golgi-Mazzoni

Nature connective de la massue.

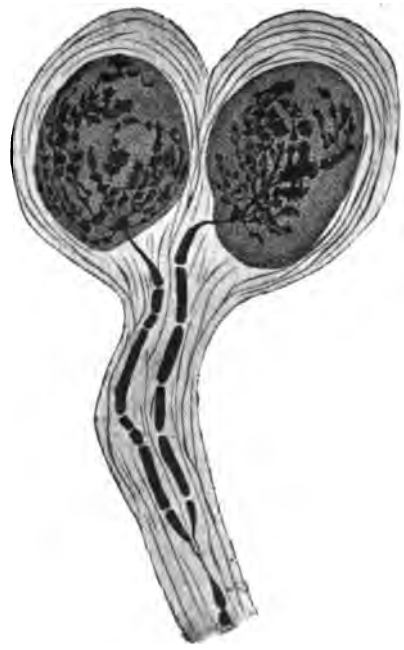


Fig. 7. — Deux corpuscules de Golgi-Mazzoni, provenant d'une seule fibre nerveuse bifurquée.

D'après Ruffini.

est aussi une continuation directe de cette gaine ; elle est donc constituée par du tissu conjonctif fibrillaire, structure qui n'est pas démontrable par les deux méthodes ci-dessus rappelées.

3° Fibre nerveuse centrale ou axiale. — La manière dont se

comporte la fibre nerveuse axiale, dans les corpuscules de Golgi-Mazzoni du tissu conjonctif sous-cutané de la peau humaine, est quelque peu différente de celle qui s'observe dans les corpuscules semblables de la peau des autres animaux et du périmysium. Il me semble que la plus grande affinité se trouve entre les corpuscules de Golgi-Mazzoni du tissu cellulaire sous-cutané de l'Homme et ceux du périmysium de l'Homme lui-même.

Il peut pénétrer par l'un des pôles du corpuscule une ou plusieurs fibres nerveuses. Dans ce dernier cas, il s'agit toujours des subdivisions d'une seule et même fibre, et la ramification se produit à une distance plus ou moins grande du pôle du corpuscule, à proximité de la massue interne, là où les fibres nerveuses subissent l'étranglement préterminal, après quoi elles deviennent amyéliniques et grêles. Après leur entrée dans la massue, ces fibres nerveuses peuvent se comporter de deux façons quelque peu diverses.

Modalités de l'expansion nerveuse.

Dans certains cas, et ce sont les plus fréquents, la fibre pâle se divise et se subdivise en un nombre plus ou moins considérable de ramifications, qui, sans s'empelotonner entre elles, mais par un trajet tortueux, se portent vers l'extrémité de la massue interne. Le caractère spécifique de ces ramifications est d'être pourvues d'une quantité considérable de varicosités, de forme et de grandeur variées, qui se succèdent à intervalles très courts quand la fibre est très grêle. Les varicosités, au moins dans les corpuscules de l'Homme, n'ont habituellement pas une surface lisse, mais présentent des dentelures courtes et trapues, d'où partent fréquemment des filaments grêles, au moyen desquels s'anastomosent entre elles les varicosités des fibres voisines. A l'extrémité de la massue, on peut observer les extrémités libres et renflées des ramifications, qui sont plus ou moins nombreuses, selon que la coloration a été plus ou moins complète. Quelquefois le nombre des varicosités est si grand qu'elles remplissent complètement l'aire de la massue interne.

Dans d'autres cas, la fibre nerveuse pâle, après avoir pénétré dans la massue, se divise en rameaux secondaires qui, plus ou moins tortueusement et en s'entrelaçant, mais sans former un véritable écheveau, se dirigent vers l'extrémité de la massue interne. Là, comme d'habitude, on observe les renflements terminaux bien connus La différence essentielle qui sert à distinguer ces deux formes consiste dans l'aspect des ramifications de la fibre pâle. Tandis que dans l'une, les ramifications sont surchargées de varicosités épineuses ou anguleuses, dans l'autre, les varicosités sont clairsemées, peu pro-

noncées et lisses, et les ramifications mêmes sont presque de grosseur uniforme.

Ni moi-même, ni SFAMENI, ni CREVATIN, ni DOGIEL, nous n'avons jamais vu dans la peau de l'Homme de corpuscules de Golgi-Mazzoni à fibre pâle, unique et indivise, parcourant l'axe de la massue interne,

Fig. 8. — Dispositif singulier de la fibre nerveuse amyélinique dans un corpuscule de Golgi-Mazzoni.

D'après CREVATIN.

et se terminant à son extrémité par un renflement comme on le voit dans les petites massues de Krause simples.

Parmi les modalités dans la manière dont se comporte la fibre nerveuse axiale de cette espèce de corpuscule, deux nous paraissent

dignes d'être rappelées et figurées. Elles ont été décrites par Crevatin (6) et par Dogiel (9).

Modalités rares.

F. Crevatin a observé des corpuscules de forme cylindroïde, dans lesquels la fibre nerveuse, à peine entrée dans la massue interne, se résout en un grand nombre de fibres secondaires. Ces ramifications courent vers l'extrémité de la massue; l'ayant rejointe, elles se reploient en anses et retournent vers le point d'entrée de la fibre ; de là elles retournent vers l'extrémité de la massue et ainsi de suite, de manière à former un gros faisceau de fibres longitudinales. Quelques-unes de ces fibres, en divers points, s'enroulent à plusieurs reprises autour du faisceau à la manière de liens (*fig.* 8). On voit beaucoup de ces ramifications amyéliniques se terminer en forme de massues ou de boutons.

Fig. 9. — Corpuscule de Golgi-Mazzoni, dans lequel la fibre amyélinique présente des varicosités lamellaires, elles-mêmes composées de très fines fibrilles. D'après Dogiel.

Corpuscules à varicosités foliacées (Dogiel).

A.-S. Dogiel décrit quelques variétés rares de corpuscules de Golgi-Mazzoni, dans lesquels les varicosités cylindraxiles prennent une forme un peu plus exagérée que celle qu'on peut voir dans la figure 7. Il désigne ces variétés sous le nom de corpuscules avec expansions à forme plate (*Kœrperchen mit plættchenfœrmigen Endverbreitungen*) (1). Ils ont la forme de cylindres étroits fréquemment incurvés. Leur longueur varie de 0,062 à 0,080 millimètres ; leur largeur, de 0,018 à 0,022 millimètres. Ils possèdent une massue interne que Dogiel interprète inexactement comme une cavité. Par l'un des pôles pénètre

(1) Comme nous le verrons dans la suite, ces corpuscules observés par Dogiel ne sont pas situés dans le tissu cellulaire sous-cutané, mais dans la couche sous-papillaire. Leur description devrait donc être faite à propos de cette couche. Si je les ai décrits ici, c'est uniquement dans le but d'éviter de rendre l'exposition décousue.

une grosse fibre myélinique enveloppée par une épaisse gaine de Henle. A une petite distance du corpuscule, la fibre nerveuse subit l'étranglement préterminal, tandis que les gaines de Henle et de Schwann passent dans l'enveloppe du corpuscule (1). Au delà de l'étranglement préterminal, la fibre amyélinique se montre aplatie et se divise en plusieurs rameaux ; elle se dirige ensuite tortueusement vers l'extrémité de la massue et, chemin faisant, se subdivise de nouveau en un petit nombre de rameaux. Les varicosités des rameaux de la fibre amyélinique ne sont pas très nombreuses et présentent des caractères tout à fait spéciaux. Elles ont la forme de lames à bords irréguliers et dentelés, et rappellent les feuilles de bardane (*Klette*) ; leur forme est triangulaire, quadrangulaire ou ronde. Des dentelures partent des fibrilles qui, ou bien se réunissent avec les lames voisines, ou forment des lamelles secondaires plus petites. Aussi bien la fibre amyélinique plate que les varicosités lamellaires sont composées de fibrilles très fines, dont les intervalles, d'après l'auteur, seraient occupés par du neuroplasme (*fig. 9*).

Fig. 10. — Corpuscule de Golgi-Mazzoni dans lequel il existe un appareil de Timofeew provenant d'une fibre nerveuse très grêle.

D'après Crevatin.

4° Appareil nerveux de Timofeew. — Crevatin (5), dans les corpuscules de Golgi-Mazzoni de divers Mammifères, et Dogiel (9), dans ceux de l'Homme, ont vu que, outre la fibre nerveuse de l'expansion axiale, une ou plusieurs fibres grêles, parfois revêtues d'une très mince gaine de myéline et d'autres fois amyéliniques, pénètrent dans le corpuscule. Les fibres nerveuses destinées à l'appareil de Timofeew peuvent pénétrer dans le corpuscule en accompagnant la grosse fibre, ou bien par un autre point quelconque. Arrivées au contact de la massue interne, elles se ramifient en un élégant plexus de filaments extrêmement grêles. Celui-ci se dispose spécialement à la périphérie de la massue, mais ses filaments pénètrent aussi

(1) Nous conseillons de n'accepter qu'avec réserves l'assertion d'après laquelle la gaine de Schwann passerait dans l'enveloppe du corpuscule.

à l'intérieur et se mélangent avec les ramifications de la fibre nerveuse axiale. Dans ces corpuscules, comme dans d'autres, il peut arriver que la coloration réussisse sur une seule des deux formes d'expansion nerveuse, ou encore partiellement dans les deux. Il est par conséquent nécessaire d'être prudent dans la lecture et dans l'interprétation des images microscopiques.

5° Vaisseaux sanguins. — Les formes les plus petites des corpuscules de Golgi-Mazzoni ne sont jamais pénétrées par les vaisseaux sanguins, mais se trouvent constamment à côté d'une anse capillaire ou d'un entrelacs de capillaires (Ruffini). Les formes les plus grosses, au contraire, outre qu'elles sont étroitement enveloppées par un réticelle de capillaires, sont irriguées par une ou deux anses capillaires qui pénètrent dans la capsule (Crevatin).

Grande variablilité des corpuscules de Golgi-Mazzoni.

La nécessité de nous limiter étroitement à ce qui concerne la peau de l'Homme a nécessairement rendu unilatérale et schématique en apparence notre description des corpuscules de Golgi-Mazzoni et spécialement la partie qui a trait au mode d'arborisation des nerfs dans ces corpuscules. Chez les animaux où on les a jusqu'à présent retrouvés, et dans les diverses parties du corps d'un même animal, leur variabilité est si grande qu'elle se prête mal à une description absolument exacte. Dans la peau de l'Homme lui-même, l'observateur trouvera toujours autant de variétés que de corpuscules. Il ne faudrait cependant pas croire qu'une aussi grande variabilité soit l'apanage exclusif de ces corpuscules. Quiconque est versé dans ce genre d'observations sait que toute sorte d'expansion nerveuse périphérique est sujette, toujours et dans quelque partie du corps qu'on l'étudie, à d'innombrables variations. De là la difficulté et parfois les erreurs dans la classification des formes, et peut-être aussi la tentation d'en décrire de nouvelles.

Corpuscules ou organes de Ruffini.

Observés et décrits par moi (27) en 1891, ces corpuscules ont été réétudiés par Sfameni, Crevatin et Dogiel.

Ces corpuscules étant soumis quant à leur taille à une grande variabilité, nous examinerons avant tout les formes les plus

grosses, dites typiques, celles qui furent primitivement décrites par moi.

Leur configuration est fusiforme ou cylindroïde. Parfois l'une des extrémités du corpuscule, ou toutes les deux, sont bifurquées ou même trifurquées. Leur grandeur varie entre d'assez larges limites. Ils peuvent mesurer de 0,240 à 2 millimètres en longueur; de 0,050 a 0,200 millimètres (et plus) en largeur. Quand la réaction colorante a

Forme, taille et situation.

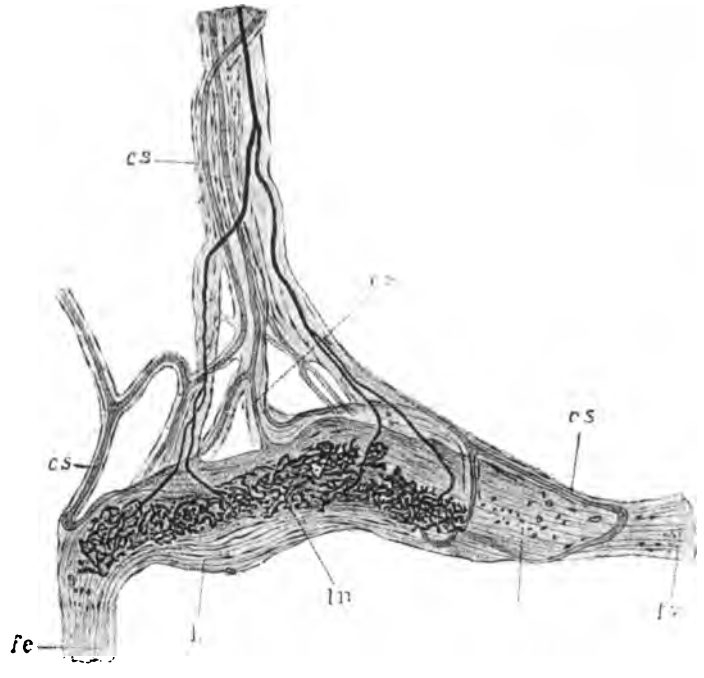


Fig. 11. — Corpuscule de Ruffini, dans lequel la fibre nerveuse pénètre latéralement. On y voit toutes les parties constituantes de cette forme de corpuscules.

cs, capillaires sanguins: — *tn*, terminaison nerveuse: — *L*, capsule: — *fc*, faisceau conjonctif.

D'après RUFFINI.

complètement réussi, leur nombre est grand : peut-être même est-il supérieur à celui des corpuscules de Pacini. On les trouve dans toute l'épaisseur du pannicule adipeux, mais de préférence dans sa partie la plus superficielle. J'en ai aussi trouvé dans la partie la plus profonde

de la couche réticulaire du derme. Ils sont nichés dans les septa conjonctifs interposés entre les lobules adipeux.

Relativement à leur structure, il y a lieu de prendre en considération : 1° la capsule ; 2° le tissu de soutien ; 3° l'expansion nerveuse centrale ; 4° le réticulum de fibres amyéliniques ; 5° les vaisseaux sanguins (*fig. 11*).

1° Capsule. — Bien qu'elle soit niée par Dogiel (9) et à peine mentionnée par Crevatin (6), elle est, ainsi que l'ai dit (27), bien évidente dans mes préparations. Elle résulte de la continuation des lamelles de la gaine de Henle, au point de pénétration de la fibre ou des fibres nerveuses qui se distribuent au corpuscule. Cette gaine, au point de pénétration de la fibre nerveuse, s'élargit en pavillon de trompette et revêt le tissu de soutien d'un nombre variable de lamelles capsulaires. Il peut y avoir quatre ou cinq lamelles, rarement plus. Elles sont minces, et étroitement accolées entre elles. Elles possèdent des noyaux aplatis et fusiformes comme ceux de la gaine de Henle. Elles sont bien visibles non seulement sur le côté où la fibre nerveuse entre dans le corpuscule, mais encore du côté opposé. Elles s'arrêtent aux deux extrémités du corpuscule, là où cesse le tissu conjonctif de soutien, et, vers ces régions, elles diminuent de nombre avant de disparaître. Pour les observer clairement et sûrement, il est nécessaire d'isoler avec précautions un de ces corpuscules et de le colorer légèrement avec une solution étendue de carmin acide.

Lamelles capsulaires.

2° Tissu de soutien. — Au-dessous des lamelles capsulaires se trouve le tissu dans lequel arrive l'expansion de la fibre nerveuse. En raison de sa forme généralement fusiforme, je l'ai appelé *fuseau de soutien*. Sa grandeur est très variable et n'est pas toujours en rapport direct avec la grandeur de l'expansion nerveuse. A des fuseaux de soutien très longs et très gros correspond parfois une expansion nerveuse très courte et grêle. Dans la grande majorité des cas, les deux extrémités du fuseau de soutien sont indivises, mais quelquefois l'une d'elles ou toutes les deux sont divisées en deux ou même en trois. Un fuseau de soutien peut recevoir une ou plusieurs expansions nerveuses. Dans ce dernier cas, à chaque expansion correspond un renflement fusiforme.

Modalités du fuseau de soutien.

Le fuseau de soutien est composé de tissu conjonctif fibrillaire et de fibres élastiques. Il est donc formé des mêmes éléments dont est fait le

Sa structure.

tissu dans lequel les corpuscules de Ruffini résident. Et il ne faudrait pas croire que ce fait soit spécial aux organes nerveux que nous étudions maintenant: dans tous les organes nerveux périphériques connus, le tissu sur lequel s'appuie l'expansion nerveuse est une dépendance du tissu même dans lequel l'organe est situé.

Le tissu conjonctif fibrillaire n'offre rien autre de spécial à considérer, sinon qu'il est abondamment pourvu de noyaux. Il cesse un peu au-delà des extrémités de l'expansion nerveuse.

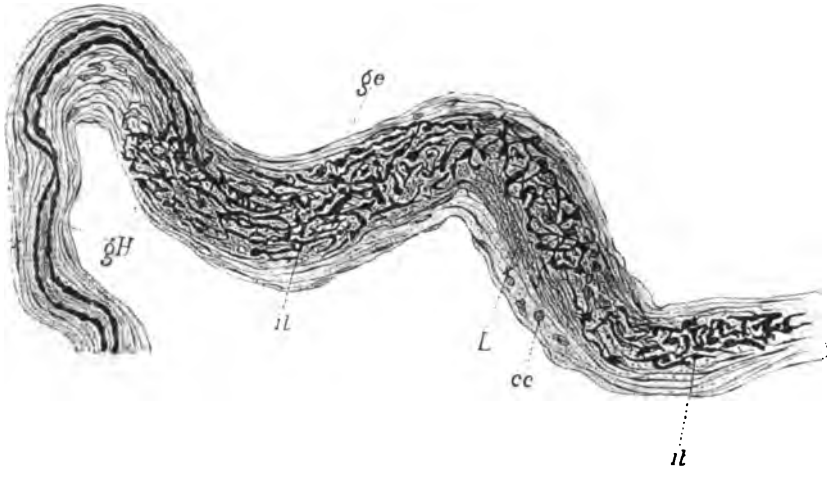


Fig. 12. — Corpuscule de Ruffini dans lequel la fibre nerveuse pénètre par une des extrémités du fuseau de soutien.

ge, capsule du corpuscule; — *gH*, gaine de Henle du nerf; — *L*, substance de soutien; — *il*, expansion nerveuse.

D'après RUFFINI.

Les fibres élastiques sont très abondantes, et sont disposées suivant l'axe longitudinal du fuseau de soutien. Aux deux extrémités de celui-ci, tandis que le tissu fibrillaire s'arrête, comme nous l'avons vu, un peu au delà de l'expansion nerveuse, les fibres élastiques restent seules et continuent leur chemin, parfois sur un long trajet, réunies en un faisceau. Finalement, s'écartant l'une de l'autre, elles se répandent en éventail et finissent en s'amincissant. De tout ce que nous avons dit résulte donc que l'amincissement des deux extrémités du fuseau de soutien est dû à la diminution graduelle du tissu conjonctif. Dans les longs fuseaux de soutien, dans lesquels il existe deux ou plusieurs renflements fusiformes, le trait d'union grêle entre ceux-ci est formé exclusivement par de grosses fibres élastiques. La présence, dans le fuseau de soutien, de tissu conjonctif et de fibres élastiques justifie

Fuseau élastico-conjonctif.

l'autre dénomination de *fuseau élastico-conjonctif* que j'ai donnée à cette partie de l'organe qui nous occupe.

Fig. 13. — Corpuscule de Ruffini, vu à un fort grossissement, et dans lequel on voit bien le mode d'expansion de la fibre nerveuse.

gH, gaine de Henle de la fibre nerveuse; — *L*, capsule; — *nc*, noyaux.

D'après Ruffini.

3° Expansion nerveuse centrale. — Il est rare de voir une seule fibre nerveuse indivise se distribuer à un de ces organes ; ce cas ne peut se rencontrer que pour les corpuscules de petites dimensions. Presque toujours une grosse fibre nerveuse destinée à un corpuscule de Ruffini se divise, à une distance plus ou moins grande de celui-ci, en plusieurs rameaux secondaires. Il y a lieu de rappeler ici que ces fibres nerveuses sont revêtues d'une *gaine subsidiaire* épaisse et bien évidente, qui se prolonge sur leurs ramifications. Les fibres nerveuses peuvent pénétrer dans le corpuscule par un point quelconque de sa surface, et même par l'une de ses extrémités (*fig. 12*), mais cette dernière modalité est plutôt rare.

Tantôt elles pénètrent directement dans l'intérieur du fuseau élastico-conjonctif, tantôt, accolées à celui-ci et toujours revêtues de leur gaine de myéline, elles décrivent avant d'entrer, diverses flexuosités ou volutes. Au point d'entrée, les lamelles de la gaine de Henle s'écartent et se continuent avec les lamelles de la capsule ; la gaine subsidiaire se continue avec le tissu conjonctif du fuseau de soutien ; la fibre nerveuse subit toujours un étranglement préterminal bien

manifeste, au niveau duquel la gaine de myéline et la gaine de Schwann cessent.

Le cylindraxe nu, ou fibre pâle, tout en s'enfonçant et en s'étendant dans le fuseau de soutien, se résout en une quantité innombrable de ramifications courtes et grêles. Aux ramifications courtes et tortueuses succèdent à de très courts intervalles des varicosités épineuses de formes et de dimensions très variées. Des épines de ces varicosités partent d'autres filaments tortueux qui réunissent les varicosités voisines, et ainsi de suite sur une grande étendue, jusqu'à ce que toutes les expansions inextricables de chacune des fibres nerveuses qui se portent au fuseau de soutien soient réunies entre elles, de façon à former une expansion unique et continue. Si l'on vient à pratiquer des coupes transversales dans un corpuscule de Ruffini isolé et inclus

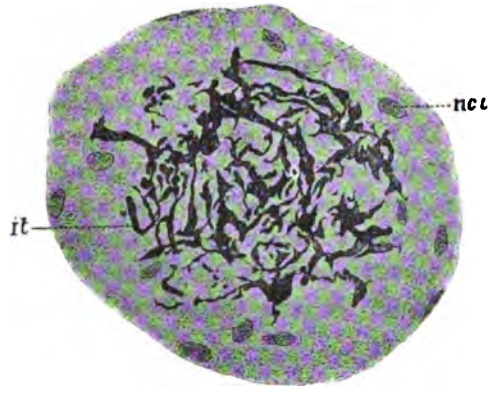


Fig. 14. — Coupe transversale d'un corpuscule de Ruffini.

it, expansion nerveuse; — *nct*, noyaux du fuseau de soutien.

D'après Ruffini.

dans la paraffine (*fig. 14*), on peut se convraincre que l'expansion nerveuse ne consiste pas en un réticelle simplement étalé à la surface d'un tissu de soutien, mais qu'elle s'étend réellement dans l'épaisseur du fuseau. Prise dans son ensemble, et en tenant compte de sa disposition en réseau avec des renflements nodaux, l'expansion nerveuse de ces organes affecte réellement la forme d'un *cylindre réticulaire*. Dans ses mailles sont contenues les nombreuses cellules, les faisceaux

Disposition de l'expansion en cylindre réticulaire.

connectifs fibrillaires et les fibres élastiques dont se compose le fuseau de soutien. La forme de l'expansion nerveuse et celle du fuseau de soutien se modèlent donc l'une sur l'autre.

Modalités diverses de l'expansion nerveuse.

L'expansion nerveuse peut être plus ou moins étendue, et nous avons déjà vu que parfois un fuseau élastico-conjonctif gros et long peut renfermer une expansion nerveuse courte et grêle. Celle-ci est parfois très étendue et occupe tout le fuseau de soutien, jusqu'à ses extrémités amincies. Dans un cas, où le fuseau était cylindrique, très long, avec ses deux extrémités bifurquées, l'expansion nerveuse occupait des deux côtés une bonne partie des ramifications du fuseau.

L'expansion nerveuse peut être non seulement plus ou moins étendue, mais encore plus ou moins riche en ramifications cylindraxiles. Parfois elle apparaît assez pauvre pour qu'on puisse voir facilement, à travers ses larges mailles, les noyaux des cellules conjonctives du fuseau de soutien. D'autres fois, par contre, elle est tellement serrée et embrouillée qu'on ne réussit pas à voir autre chose que l'élément nerveux.

Un cas, tombé sous mon observation et que j'ai décrit et figuré (27), mérite d'être rappelé ici. Dans un corpuscule de dimensions moyennes, les ramifications de l'expansion nerveuse n'étaient pas disposées en réseau avec des renflements nodaux ; mais chaque branche, longue et presque uniformément lisse, s'enroulait et s'intriquait avec ses voisines, sans s'anastomoser ; s'il y avait des anastomoses, elles devaient être en très petit nombre, car elles ont échappé complètement à mon observation minutieuse. Je crois que des cas analogues doivent être rarissimes.

4° Réseau de fibres amyéliniques. — Je l'ai vu à la fin de 1894, je l'ai décrit et représenté dans trois figures en 1896 (Ruffini 30).

Dans le fuseau de soutien d'un corpuscule de Ruffini d'adulte, on observait facilement que, outre l'expansion centrale, avec ses caractères ci-dessus décrits, il existait un réticulum de fibres nerveuses autrement grêles et délicates. Ces filaments présentaient, à de très courts intervalles, des varicosités petites et sphériques, de sorte que l'ensemble du réseau avait l'aspect de délicates et gracieuses petites guirlandes. Les points nodaux du réseau ne présentaient jamais de renflements, et les mailles étaient plutôt larges. Ce réticulum était tantôt situé autour de l'expansion centrale, tantôt mélangé à celle-ci. Quoique je n'aie pu observer qu'une seule fois un cas aussi typique, il n'est cependant pas

rare de rencontrer des cas dans lesquels des fragments de ce réticulum ont été mis en évidence.

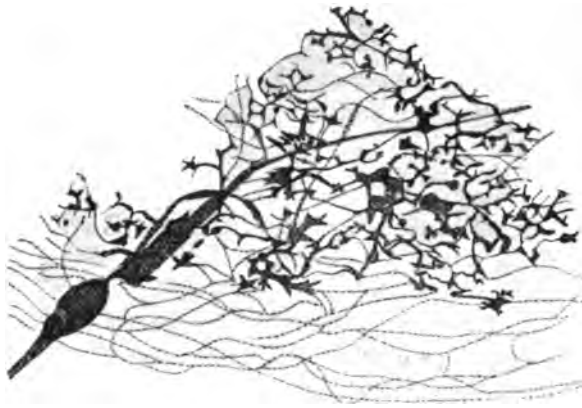


Fig. 15. — Petit fragment d'un corpuscule de Ruffini dans lequel, outre l'expansion nerveuse centrale, on voit nettement le réticulum de fibres amyéliniques.

D'après Ruffini.

Outre le cas que je viens de rappeler, j'ai aussi vu la même particularité dans quelques corpuscules appartenant à une fillette de onze ans, dans lesquels on remarquait encore quelques caractères embryonnaires. Un réticulum semblable à celui que je viens de décrire se voyait non seulement dans deux fuseaux de soutien appartenant à des corpuscules voisins l'un de l'autre, mais encore dans l'intervalle qui les séparait, et là avec une évidence particulière grâce à la faible quantité de cellules qui existait en cet endroit. Fait remarquable, beaucoup des noyaux des cellules connectives se trouvaient disposés sur le trajet des filaments du réseau amyélinique.

Des rapports de continuité directe entre l'expansion centrale et ce réseau apparaissaient clairement en beaucoup de points de mes préparations. Je ne puis dire, même approximativement, quelle est l'origine du réticulum amyélinique, s'il provient de fibres nerveuses spéciales on non; mais je puis assurer qu'il n'a aucune relation avec les capillaires sanguins particuliers aux corpuscules dont il s'agit.

5. Vaisseaux sanguins. — Comme moi-même (27, 33) et Crevatin (6) nous l'avons démontré, les corpuscules de Ruffini sont pourvus de vaisseaux qui leur sont propres. Les capillaires cheminent

avec la fibre nerveuse. Peu avant de rejoindre le corpuscule, ils se divisent en un nombre variable de rameaux secondaires qui vont tous entourer plus ou moins étroitement le corpuscule, formant autour et en dehors de lui un petit réseau capillaire plus ou moins riche suivant les cas. Ni moi, ni Crevatin, nous n'avons jamais vu les vaisseaux pénétrer dans le fuseau de soutien.

Variétés des corpuscules de Ruffini.

Comme nous l'avons vu pour les autres formes d'expansions nerveuses que nous avons décrites, et comme cela a lieu pour toutes les formes d'expansions périphériques connues, les corpuscules de Ruffini présentent des variétés. Celles-ci ont été désignées par des noms divers. Crevatin (6) appelle les unes *plaques nerveuses cutanées* et les autres *entrelacs* (*intrecci*) *nerveux*. Dogiel (9), sans faire de distinctions, les appelle *arbuscules* ou *terminaisons arboriformes*.

Je dois dire tout d'abord qu'à mon avis ces observateurs ont décrit comme variétés des formes que nous ne pouvons ni ne devons considérer comme des corpuscules de Ruffini.

Sur ce point, puisque l'occasion s'en présente, il est bon de s'entendre. Qu'il me soit permis de faire une brève digression, qui sera d'ailleurs utile pour la connaissance des autres parties de notre sujet.

Formes et variétés dans les expansions nerveuses en général.

La nomenclature en usage dans la classification des expansions nerveuses périphériques attribue au mot *forme* la même valeur qu'a le mot *genre* dans la classification des plantes et des animaux. Quant au mot *variété*, il correspond à peu près à celui d'*espèce*. Dans chaque expansion nerveuse donc, nous devons savoir reconnaître et distinguer les caractères génériques des caractères spécifiques. Comme caractères génériques, prenons en considération : la configuration externe, la grandeur, l'existence ou l'absence d'une capsule, l'existence ou l'absence du tissu de soutien (et, dans le premier cas, sa forme et sa nature), la disposition et les caractères de la fibre amyélinique. Les caractères spécifiques sont ceux qui déterminent la variété ; ils ne sont pas donnés par des caractères nouveaux, qui seulement dans des cas exceptionnels peuvent entrer en scène, mais ils résultent de l'absence ou de la variation d'un ou de plusieurs des caractères génériques. Pour la détermination de la variété, quelques-uns de ces caractères n'ont par eux-mêmes aucune valeur (comme la configu-

ration extérieure ou la grandeur); d'autres sont d'importance secondaire (par exemple : le nombre des lamelles de la capsule, la forme de la massue interne ou du tissu de soutien); d'autres enfin ont une valeur capitale (par exemple : la disposition et les caractères de la fibre amyélinique, l'existence ou l'absence d'une capsule, la présence ou l'absence du tissu de soutien, mais non sa nature, car celle-ci fait partie des caractères génériques).

Ces prémisses, résultant de l'observation, étant posées, nous faisons des corpuscules de Golgi-Mazzoni, pris comme exemple, une variété des corpuscules classiques de Pacini. Mais il ne serait pas juste d'élever au même rang les petites massues simples de Krause. Celles-ci, hormis leur extrême petitesse et le petit nombre de leurs lamelles, conservent tous les caractères génériques de la *forme* classique; ils n'en représentent donc qu'une modalité plus petite.

Pour rapporter une variété à une forme, il ne faut donc pas négliger les principes généraux ci-dessus exposés. Il est nécessaire aussi d'être toujours sûr, non seulement de la disposition et des caractères de la fibre amyélinique, mais aussi des qualités structurales des diverses parties qui constituent l'expansion nerveuse en question.

Revenons maintenant à notre sujet.

Nous ne pouvons admettre les variétés décrites et classées comme telles par Crevatin et par Dogiel dans la peau humaine; et les dénominations proposées par ces auteurs ne sont pas davantage acceptables.

Variations de taille.

Il est de fait que les corpuscules de Ruffini, comme nous l'avons déjà dit, sont de grandeur diverse. Nous en pouvons observer de très petits, accolés à de très gros. J'ai, par exemple, une préparation dans laquelle une grosse fibre nerveuse se divise en trois rameaux : l'un d'eux se distribue à un corpuscule de grandes dimensions; un autre, à un corpuscule de dimensions moyennes et le troisième, à un corpuscule très petit, dans lequel l'expansion nerveuse centrale est réduite à très peu de ramifications formant un petit réticulum. Quelles que soient leurs dimensions, de tels corpuscules conservent toujours inaltérés les caractères génériques de la forme. Et il n'est pas exact d'affirmer que les formes les plus petites perdent le tissu de soutien. Dans mes préparations, obtenues par dilacération et en colorant le fond avec du carmin acide, le tissu de soutien ne manque jamais. Une seule fois j'ai obtenu une préparation que j'ai décrite et figurée et dont j'ai déjà parlé; on y voyait une fibre myélinique très grêle se résoudre en un entrelacs (et non en un réseau) de fibres très fines,

Constance du tissu de soutien.

plus étendues en surface qu'en profondeur : un fuseau de soutien véritable manquait, mais il y avait une condensation de tissu conjonctif dans l'aire occupée par l'expansion nerveuse. Donc, hormis un seul cas, que jusqu'à présent nous devons tenir pour unique plutôt que pour rare, nous voyons que les corpuscules de Ruffini conservent toujours le fuseau de soutien et leurs autres caractères propres. Les distinctions déjà faites par Crevatin et Dogiel sont donc caduques.

Toutefois de véritables variétés existent ; mais elles sont rarissimes dans la peau humaine, du moins d'après les observations faites jusqu'à aujourd'hui.

Variétés vraies.

Chez l'adulte, il n'est pas très rare d'observer quelques variétés à caractères spécifiques évidents. La variation porte sur le fuseau de soutien et surtout sur l'expansion de la fibre amyélinique.

Le fuseau de soutien, à prendre les mots au sens strict, ne mérite plus ce nom, car il ne déborde que très peu l'expansion nerveuse et on ne le voit pas revêtu de lamelles capsulaires ; nous ne pouvons cependant pas affirmer que la capsule manque tout à fait, car lorsqu'elle est réduite à une seule lamelle, celle-ci est très difficile à distinguer.

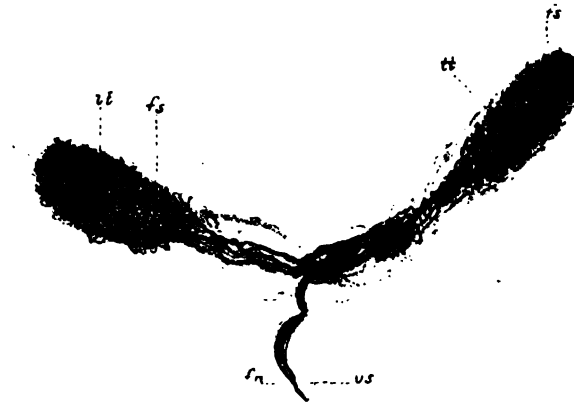


Fig. 16. — Variété rare de corpuscule de Ruffini.
D'après Ruffini.

L'expansion nerveuse affecte dans son ensemble la forme d'un corpuscule ovoïde ; elle se compose d'une quantité telle de subdivisions cylindraxiles qu'il en résulte un entrelacs assez compact pour rendre impossible toute analyse faite en vue de découvrir l'ordonnancement

des divisions cylindraxiles et la structure du tissu de soutien. Dans ces cas, il ne paraît pas exister de varicosités cylindraxiles nombreuses ni très évidentes. Dans d'autres cas, au contraire, semblables aux précédents par tous les autres caractères, la quantité et la forme des varicosités sont telles qu'elles donnent à l'expansion nerveuse un aspect très semblable à celui qu'on observe dans quelques corpuscules de Golgi-Mazzoni.

§ 2. — Couche réticulaire

La couche réticulaire du derme est interposée entre le pannicule adipeux et la couche sous-papillaire. Elle se continue avec ces deux couches sans limites nettes ; il n'existe, entre elles, ni éléments spéciaux, ni modifications du tissu de nature à nous servir d'indice, même approximativement, pour établir une ligne de passage.

Quoi qu'il en soit, nous avons l'habitude de considérer comme limite profonde une ligne très accidentée le long de laquelle les lobules adipeux les plus superficiels de la couche sous-jacente et quelques glandes sudoripares viennent au contact des faisceaux conjonctifs les plus profonds du derme. Nous pouvons donc nous représenter la surface profonde de la couche réticulaire comme formée par une innombrable quantité d'excavations qui ne sont autre chose que les voûtes des niches où sont logés les lobules adipeux les plus superficiels et les glomérules de quelques glandes sudoripares. Ces excavations sont séparées par des éperons conjonctifs, qui se continuent directement avec les cloisons interposées entre les lobules adipeux et les glomérules sudoripares. Les limites superficielles de cette couche sont indiquées par la ligne accidentée correspondant à la partie profonde du réseau vasculaire superficiel.

La couche réticulaire est plus développée dans ces parties de la surface cutanée où la peau est plus épaisse (paume de la main et plante du pied) ; elle est à peine distincte là où la peau est très mince.

Selon mes propres observations, et celles de Sfameni et de Crevatin, il n'existe aucune expansion nerveuse d'aucun genre dans la couche réticulaire du derme ainsi définie. Ce n'est que dans sa partie la plus profonde, là où elle se continue insensiblement avec le tissu cellulaire sous-cutané, qu'on peut exceptionnellement retrouver des corpuscules de Ruffini et de Golgi-Mazzoni. En pleine couche réticulaire, la réac-

tion du chlorure d'or n'a pu mettre jusqu'à présent en évidence aucune expansion nerveuse.

Terminaisons arboriformes ((Dogiel)

Dogiel, au contraire, avec sa méthode de coloration au bleu de méthylène, aurait noté dans cette couche la présence de petits corpuscules de Ruffini qu'il appelle : *terminaisons arboriformes* ou *arbuscules*. Ces arbuscules seraient, d'après lui, dépourvus de tissu de soutien.

Étant donnée cette divergence de vues, de nouvelles recherches paraissent nécessaires. Elles établiront de quel côté se trouve la vérité et feront voir si les arbuscules, privés du tissu de soutien, peuvent être considérés comme une variété de corpuscules de Ruffini, ou bien comme une forme autonome.

§ 3. — Couche sous-papillaire

Nous comprenons dans cette couche toute l'étendue en épaisseur occupée par le réseau vasculaire superficiel. Elle va de la partie profonde de ce réseau jusqu'à la base des cônes papillaires. Elle est donc très mince. Elle est une continuation directe de la couche réticulaire dont elle ne se distingue par aucun changement de structure.

Il existe dans la couche sous-papillaire les quatre formes et variétés suivantes d'expansions nerveuses : 1° le réseau amyélinique sous-papillaire ; — 2° des corpuscules de Meissner monolobaires ; — 3° des terminaisons arboriformes ou arbuscules (Dogiel) ; — 4° des corpuscules de Golgi-Mazzoni (Dogiel).

Réseau amyélinique sous-papillaire. — A la fin de 1894, je décrivis dans cette couche un réseau nerveux que j'appelai : *réseau amyélinique sous-papillaire*. Sa présence et ses caractères furent ultérieurement reconnus par Sfameni, Crevatin et Dogiel.

Le réseau amyélinique sous-papillaire possède une épaisseur très faible, puisqu'elle est la même que celle de la couche sous-papillaire. En surface, au contraire, il est aussi vaste que la peau elle-même. Je crois même, à en juger par ce que nous savons aujourd'hui, qu'il s'étend non seulement dans tout le derme cutané, mais encore dans le chorion des muqueuses qui sont la continuation directe de la peau.

Ce réseau étant une forme d'expansion nerveuse libre, nous ne devons prendre en considération que l'élément nerveux.

Quelques fibres nerveuses myéliniques du plexus superficiel se

portent obliquement en dehors, et, après un trajet plus ou moins court et légèrement tortueux, elles se dirigent tangentiellement à la surface cutanée, subissent un étranglement préterminal et se divisent en un nombre qui n'est jamais considérable de filaments fins amyéliniques. Ces filaments sont généralement très longs ; ils présentent des varicosités arrondies ou ovoïdes qui ne sont jamais très rapprochées les unes des autres. Leur décours est plus ou moins tortueux ; ils

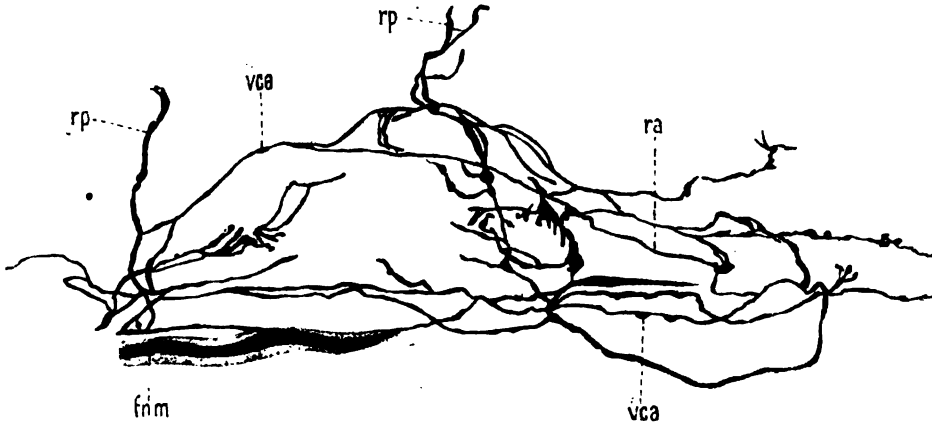


Fig. 17. — **Réseau amyélinique sous-papillaire.**

fnm, fibre nerveuse myélinique: — *rp*, rameaux papillaires; — *vca*, varicosités cylindraxiles.

D'après Ruffini.

peuvent non seulement s'entortiller entre eux, mais encore s'anastomoser amplement, de façon à former un réseau véritable à mailles larges et irrégulières. Le réseau est bien mieux visible quand on le regarde de face que quand on le regarde de profil (j'en ai représenté de face un très bel exemplaire [35, fig. 6, p. 275]). Là où la réaction a été très complète, ce réseau est continu, et il est très difficile de rencontrer des filaments qui se terminent librement par un renflement. Si au contraire la réaction a été partielle, le réseau parait discontinu, avec de nombreux renflements terminaux libres.

Distribution du réseau amyélinique.

Suivant le lieu de leur distribution, nous devons distinguer deux catégories de rameaux amyéliniques : 1° les rameaux amyéliniques sous-papillaires ; 2° les rameaux amyéliniques papillaires.

1.— *Rameaux amyéliniques sous-papillaires.* — Ce sont ceux que

nous venons de décrire, et qui s'épuisent complètement dans le réseau amyélinique sous-papillaire

2. — *Rameaux amyéliniques papillaires.* — De nombreux rameaux se détachent du réseau sous-papillaire, se dirigent vers la base des papilles, pénètrent dans ces dernières et se distribuent de la manière que nous étudierons plus loin.

Corpuscules de Meissner monolobaires. - On trouve dans la couche sous-papillaire des corpuscules de Meissner monolobaires, qui ont été observés par moi-même et par Crevatin. Nous préférons les décrire dans le chapitre consacré aux corpuscules de Meissner, plutôt qu'ici. Il suffit de les avoir signalés dès maintenant.

Tandis que, d'après mes propres observations, celles de Sfameni et de Crevatin, il n'existerait dans la couche sous-papillaire que les deux sortes d'expansions nerveuses ci-dessus mentionnées, Dogiel en aurait encore trouvé d'autres que nous allons décrire.

Dogiel a-t-il vu, ou non, les corpuscules de Meissner monolobaires dans la couche sous-papillaire? cela ne résulte pas clairement de son travail. Mais il affirme l'existence dans cette couche du derme, de deux variétés d'expansions nerveuses autres que celles par nous décrites, et il les figure : 1. Les terminaisons arboriformes ou arbuscules ; 2. Les corpuscules de Golgi-Mazzoni.

Terminaisons arboriformes ou arbuscules. — Nous avons déjà parlé d'expansions semblables, au chapitre des variétés des corpuscules de Ruffini. Dogiel les range dans cette forme d'organes nerveux et admet qu'ils n'ont pas de tissu de soutien, ce dont je doute. Ces arbuscules seraient formés d'un entrelacs de la fibre amyélinique, petit et très simple, tout à fait semblable à celui qu'on observe dans les plus petits corpuscules de Ruffini. D'ailleurs dans la couche sous-papillaire, et spécialement au voisinage immédiat des crêtes épithéliales, leur forme serait quelque peu modifiée. Disons d'abord que, dans la partie la plus superficielle du derme, ils sont immédiatement accolés à la surface profonde de l'épithélium. Dans ce cas, un arbuscule vu par côté se présente à nous avec le même aspect qu'une grande plaque vue de profil. Les filaments amyéliniques, pourvus de varicosités nombreuses, grosses et arrondies, sont entrelacés et très rapprochés les uns des autres ; ils rampent entre la surface du derme et l'épithélium, suivant les ondulations propres de cette région.

Réseau amyélinique sous-épithélial.

Si je ne me trompe, cette dernière modalité d'expansion me semble essentiellement différente de celles décrites comme arbuscules. Et ce n'est pas tant la forme de cette expansion que sa situation qui me fait douter. Des observations tout à fait récentes de Sfameni (41) sur les organes

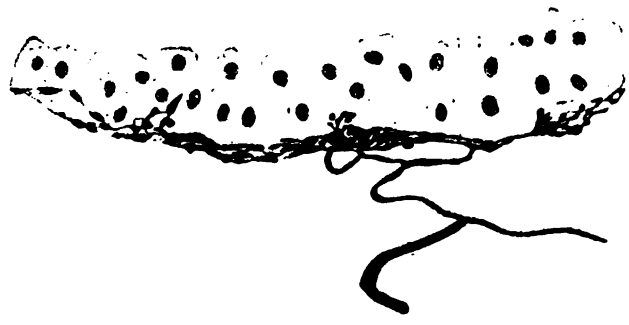


Fig. 18. — Terminaisons arboriformes ou arbuscules, appliquées à la surface profonde de l'épiderme.

D'après Dogiel.

génitaux externes femelles, et de Ceccherelli (3) sur la muqueuse linguale de l'Homme, ont mis en lumière un vaste réseau amyélinique (*réseau granulaire de Sfameni*), intermédiaire entre le derme et l'épithélium. Les arbuscules très particuliers décrits par Dogiel seraient-ils une manifestation partielle d'une disposition générale? Il est au moins permis de le penser.

Corpuscules de Golgi-Mazzoni. — Les corpuscules de Golgi-Mazzoni trouvés par Dogiel dans la couche sous-papillaire diffèrent de ceux du tissu cellulaire sous-cutané par la manière dont se comporte l'expansion de la fibre nerveuse centrale. Dans ces derniers, la fibre amyélinique donne, comme nous l'avons vu, une série de rameaux riches en varicosités volumineuses et polymorphes; dans les premiers, au contraire, cette fibre se dispose presque toujours en peloton avec des enroulements et des varicosités plus ou moins abondants.

Dans cette même couche, Dogiel décrit ensuite une modalité de corpuscules de Golgi-Mazzoni qu'il appelle: *Kœrperchen mit plættchen fœrmigen Endverbreitungen*, et que je désignerai plus brièvement sous le nom de *corpuscules à varicosités lamellaires;* nous en avons déjà parlé au chapitre des corpuscules de Golgi-Mazzoni. En élimi-

nant la possibilité de rapporter ces corpuscules aux corpuscules de Grandry, — ce qu'a fait Dogiel et ce qu'on pouvait présumer *a priori*, — il ne restait qu'à les considérer simplement comme une modalité des corpuscules de Golgi-Mazzoni.

§ 4. — Couche papillaire

Toutes les papilles sont nerveuses et vasculaires.

Tous les auteurs qui se sont occupés après moi de l'innervation de la peau humaine ont reconnu exacts les deux principes que j'ai posés, à savoir : que *la couche papillaire est extraordinairement riche en expansions nerveuses* et que *la vieille distinction en papilles tactiles et papilles vasculaires doit être complètement abandonnée, parce que toute papille contient à la fois des nerfs et des vaisseaux*.

Dans la couche papillaire, il existe diverses formes et de nombreuses variétés d'expansions nerveuses périphériques. Nous y voyons les formes suivantes : 1° les corpuscules de Meissner ; 2° les touffes papillaires ; 3° des fibres nerveuses libres ; 4° des corpuscules de Golgi Mazzoni (Dogiel).

Corpuscules de Meissner

Découverts par Meissner et Wagner (45) en 1852, ces corpuscules ont fait l'objet d'observations multiples ayant pour but de voir la manière dont se comporte la fibre nerveuse à leur intérieur. Ce point de leur structure a donné lieu à des discussions et à des hypothèses nombreuses. Quelques-unes de ces dernières, qui paraissaient déjà abandonnées et insoutenables, commencent maintenant à relever la tête sous un nouvel et plus séduisant aspect. Notre description se basera spécialement sur des observations récentes (faites avec des méthodes électives) de Dogiel, Ruffini, Crevatin et Sfameni. Nous resterons très attachés aux faits ; nous les coordonnerons d'après notre expérience personnelle et nous passerons les théories au crible de la logique.

Modalités variables des corpuscules de Meissner.

Il n'est pas possible de suivre les modalités très variées qui se rencontrent dans les corpuscules de Meissner, et on pourrait dire avec raison que chaque corpuscule mériterait une description à part. Quoi

qu'il en soit, pour répondre aux exigences d'une exposition didactique, nous aurons spécialement en vue les formes qui sont généralement considérées comme typiques.

Ce sont des corpuscules de forme elliptique, dont le contour peut être quelquefois régulier, mais est le plus fréquemment irrégulier, décrivant des sinuosités plus ou moins symétriques. Les sinuosités sont l'indice de la division en lobes. Tout un corpuscule, d'une certaine longueur, peut être constitué par un seul lobe, mais fréquemment un gros corpuscule résulte de plusieurs lobes superposés. Le nombre des lobes va de deux à quatre, rarement plus. Dans la majorité des cas, les lobes sont réunis et alors le contour du corpuscule, tout en étant sinueux, est continu. Dans des cas plutôt rares, les lobes sont au contraire complètement séparés et individualisés. Un même corpuscule plurilobaire peut avoir quelques-uns de ses lobes réunis et d'autres détachés. Les lobes peuvent être disposés l'un sur l'autre, en file, ou bien l'un à côté de l'autre. On peut aussi voir les lobes superposés dans la base de la papille et juxtaposés à son sommet.

Lobulation.

Dimensions, nombre et situation.

La grandeur des corpuscules oscille entre d'assez larges limites. Les traités donnent les chiffres suivants : longueur, de 30 à 180 μ ; largeur, de 30 à 100 μ. Relativement à leur nombre, Meissner donne des chiffres auxquels nous ne pouvons plus attribuer aujourd'hui qu'une valeur relative. Il en aurait compté : 108 en 400 papilles, contenues dans une surface de 2 millimètres carrés dans la peau de la troisième phalange (pulpe du doigt) ; — 40, dans la même étendue de peau prise au niveau de la deuxième phalange ; — 15 au niveau de la première phalange, et 18 au niveau de la paume de la main. Dans la majorité des cas, ces corpuscules sont compris dans une papille qu'ils n'occupent jamais complètement ; ils peuvent aussi faire saillie dans la couche sous-papillaire ; rarement ils sont situés presque en entier dans cette couche. D'habitude, il y en a un par papille, mais les papilles doubles ou composées en peuvent contenir aussi deux.

Dans les corpuscules de Meissner, nous devons considérer : 1° la capsule ; 2° le tissu de soutien ; 3° l'expansion nerveuse centrale ; 4° l'appareil nerveux de Timofeew ; 5° le réticulum de fibrilles amyéliniques ; 6° les vaisseaux sanguins.

Couche lamelleuse et couche connectivo-élastique.

1° Capsule. — La capsule ne manque jamais. Dans les plus gros corpuscules, elle comprend deux parties : l'une interne, immédiatement accolée au tissu de soutien, est formée de tissu conjonctif lamellaire ; l'autre externe, accolée à l'interne, est formée par une conden-

sation du tissu papillaire et contient beaucoup de fibres élastiques. La partie lamellaire de la capsule est la continuation directe de la gaine de Henle de la fibre ou des fibres nerveuses qui abordent le corpuscule. Le nombre des lamelles est en rapport inverse avec la grandeur du corpuscule. C'est ainsi que là où le nombre des lamelles est petit, comme dans les gros corpuscules, la zone condensée de tissu conjonctif et de fibres élastiques atteint son maximum; dans ce cas la partie externe de la capsule ne laisse pas voir la partie interne ou lamellaire. C'est ce qui explique pourquoi certains anatomistes ont dénié à la plupart des corpuscules de Meissner une enveloppe capsulaire, ou bien n'en ont admis l'existence que dans les plus petits. Dans ces derniers, en effet, elle est réellement bien mieux visible, parce que la couche externe n'existe pas, ou est à peine appréciable. Quant au nombre des lamelles, ce qu'on observe dans les corpuscules de Meissner est l'inverse de ce qui existe dans les corpuscules de Pacini, où ce nombre est d'autant plus considérable que le corpuscule considéré est plus grand. Quand la partie lamellaire de la capsule est bien visible, elle a la même disposition et la même structure que dans tous les autres corpuscules que nous connaissons déjà. Le nombre des lamelles n'est jamais considérable.

Opinions diverses sur le tissu de soutien.

2° Tissu de soutien. — A l'intérieur de la capsule est situé le tissu de soutien. C'est une des parties du corpuscule de Meissner les plus étudiées et discutées. La substance dont il se compose peut avoir un aspect homogène ou finement granuleux. Certains auteurs, et ce sont les plus nombreux, admettent l'existence de noyaux caractéristiques; d'autres les nient. Homogène ou finement granuleuse, la substance de soutien était considérée comme absolument semblable à celle des autres formes de corpuscules. Dans son dernier travail, Dogiel (9) appelle *cavité capsulaire* tout l'espace compris à l'intérieur de l'enveloppe lamellaire. Il n'admet pas qu'il existe ici aucune autre substance que la fibre nerveuse amyélinique et une certaine quantité de lymphe, celle-ci remplissant l'espace laissé libre par la fibre nerveuse; il n'y aurait pas de noyaux. Nous allons démontrer combien est erronée la manière de voir de Dogiel sur ce sujet.

Il n'y a pas de cavité capsulaire.

Disons d'abord que cet observateur a été induit en erreur par la méthode qu'il a employée pour ses recherches. En effet, la méthode de coloration des nerfs par le bleu de méthylène, tout en étant d'une électivité exquise pour l'élément nerveux, n'est malheureusement pas analytique pour tous les autres éléments ou tissus qui contribuent à

la formation d'un organe nerveux. Étant donnée l'épaisseur plutôt considérable des sections sur lesquelles on opère, la coloration complémentaire au carmin procure autant d'inconvénients que d'avantages. De même il est à peu près impossible, ou peu avantageux, de dilacérer la pièce pour pouvoir isoler un organe nerveux et l'étudier avec tous les moyens dont la technique dispose aujourd'hui. C'est pour cela que

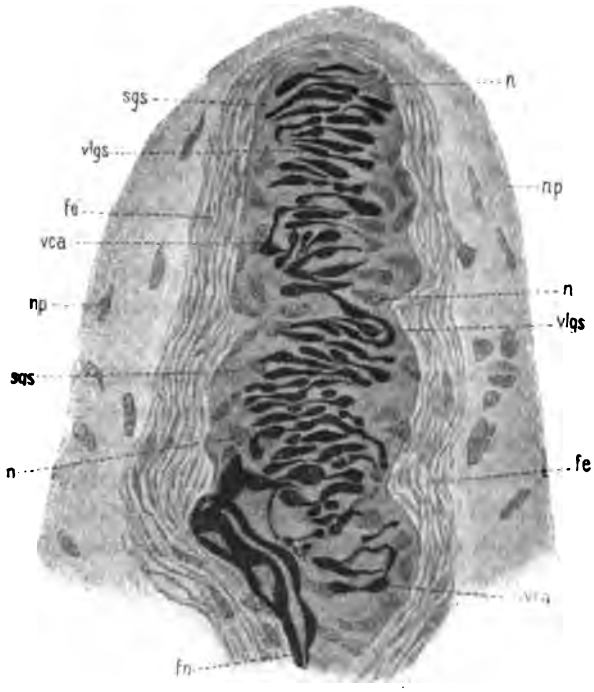


Fig. 19. — **Corpuscule de Meissner, vu de profil.**

fe, capsule connectivo-élastique; — *n*, noyaux aplatis de dehors en dedans; — *fn*, fibre nerveuse; — *np*, noyaux du tissu conjonctif papillaire; — *sgs*, tissu de soutien; — *vca*, varicosités cylindraxiles; — *vlgs*, vue latérale des tours hélico-spiraux du cylindraxe.

D'après Ruffini.

Dogiel, en se fiant aux seules images obtenues avec le bleu de méthylène, fut conduit à croire qu'il y a une cavité là où, au contraire, existe un véritable tissu propre. Une seule considération suffit pour comprendre l'erreur de Dogiel. Nous savons que les expansions nerveuses, de même que les espaces contenant de la lymphe, ne sont pas colorées par les substances colorantes nucléaires communes. Par consé-

quent, s'il était vrai qu'il existe une cavité corpusculaire contenant seulement des fibres nerveuses pâles et de la lymphe, dans les coupes traitées par le carmin, l'hématoxyline, la safranine, etc., nous devrions obtenir un espace complètement blanc, correspondant à la cavité en question dans le corpuscule. Or, la pratique journalière la plus élémentaire enseigne que, sur les coupes de peau perpendiculaires ou parallèles à la surface cutanée, colorées avec l'un quelconque des nombreux colorants nucléaires, *on ne voit dans aucun cas d'espace blanc* pouvant indiquer la cavité d'un corpuscule de Meissner. Bien plus, sur des coupes ainsi conditionnées, nous ne sommes jamais en état de pouvoir dire si une papille contient ou non un corpuscule de Meissner, parce que toutes les papilles sont colorables de la même façon. Cela revient à dire que *le tissu conjonctif est présent également dans toutes les papilles, qu'elles contiennent ou non un corpuscule de Meissner.*

Les mêmes faits et les mêmes raisons condamnent aussi l'hypothèse d'après laquelle la substance de soutien serait constituée par une masse protoplasmique molle et granuleuse.

Nature connective du tissu de soutien.

Le tissu de soutien est fait de substance conjonctive fibrillaire, qui n'a que l'apparence d'une substance homogène ou granuleuse, comme la gaine subsidiaire que j'ai décrite, dont il est une continuation directe. Il contient une assez grande quantité de noyaux. Lorsqu'on regarde de profil un corpuscule, ceux-ci se présentent fréquemment sous forme de poire ou de massue; ils sont légèrement aplatis de haut en bas, ou mieux de l'extérieur à l'intérieur, et placés de préférence à la périphérie du tissu de soutien.

3° Expansion nerveuse centrale. — Le caractère protéiforme des corpuscules de Meissner se reflète aussi sur la manière dont est disposée l'expansion nerveuse centrale. Nous nous occuperons avant tout de la disposition qu'on peut à bon droit appeler typique.

Fibres nerveuses afférentes.

Un corpuscule de Meissner peut recevoir une ou plusieurs fibres nerveuses. Dans ce dernier cas, elles proviennent presque toujours de subdivisions d'une fibre unique ayant lieu à une distance variable du corpuscule. Après avoir abordé celui-ci, les fibres nerveuses, ou bien pénètrent immédiatement dans son intérieur (ce qui a lieu le plus souvent), ou décrivent autour de lui un demi-tour ou un tour au plus. Dans la majorité des cas, les fibres nerveuses pénètrent par le pôle interne du corpuscule ; mais elles peuvent aussi entrer latéralement ou par le sommet. Lorsque le corpuscule est plurilobaire, une seule et

même fibre peut innerver tous les lobes et cela de deux manières : la fibre nerveuse se divise avant ou après l'étranglement préterminal.

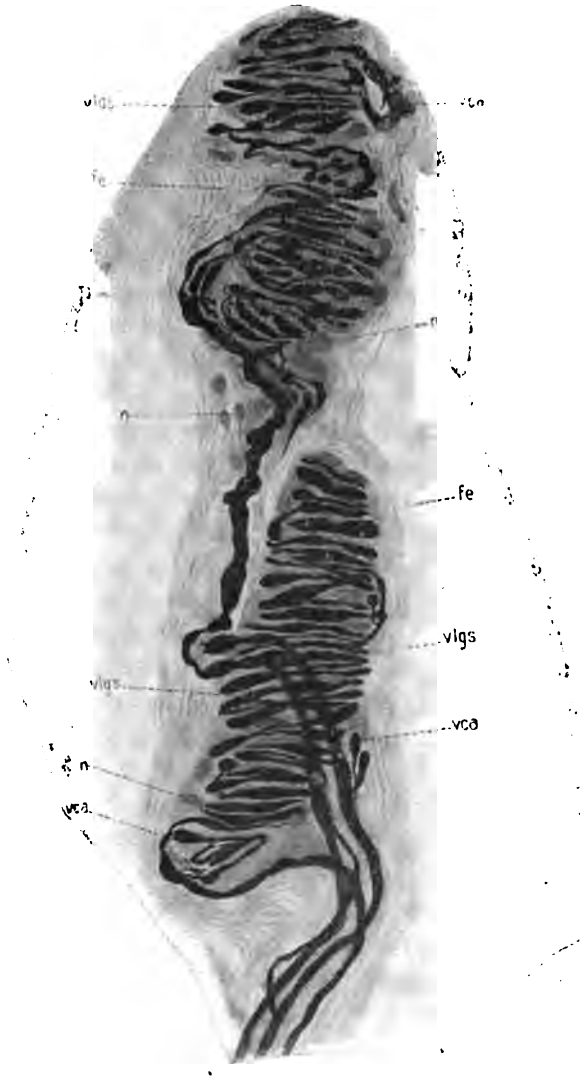


Fig. 20. — Gros corpuscule de Meissner plurilobaire, vu par côté.
(Voir pour l'explication des lettres, la figure précédente).
D'après Ruffini.

Mais, en général, un corpuscule plurilobaire est innervé par plusieurs fibres nerveuses qui proviennent de la division d'une seule. Dans ce

cas, les fibres nerveuses arrivent au corpuscule en un seul faisceau ; celles qui se distribuent aux lobes de la pointe décrivent des flexuosités, ou même des tours de spire autour du corpuscule.

En même temps que les fibres nerveuses pénètrent dans l'intérieur d'un lobe, elles subissent l'étranglement préterminal ; de leurs gaines, les unes cessent, les autres se continuent avec les diverses parties du corpuscule. La gaine de myéline et la gaine de Schwann cessent : la gaine subsidiaire se continue avec le tissu de soutien et la gaine de Henle avec les lamelles de la capsule.

Devenue amyélinique, après l'étranglement préterminal, la fibre nerveuse commence à décrire son trajet particulier dans le tissu de soutien du corpuscule. Il convient de remarquer ici que l'expansion nerveuse a, dans la réalité, une disposition assez différente de celle qui apparaît quand on regarde le corpuscule par côté. Décrivons d'abord la disposition fictive, puis la disposition réelle.

Disposition *apparente* de l'expansion nerveuse.

Si donc nous regardons par côté (*fig. 20*) un corpuscule de Meissner ou bien un de ses lobes, nous voyons que l'expansion centrale se présente comme formée d'une série de disques disposés les uns sur les autres, en file, séparés par des espaces généralement égaux à l'épaisseur de chaque disque. On peut comparer cet aspect à une pile de Volta ou à une pile de monnaie, dans lesquelles les éléments ou les pièces ne seraient pas en contact immédiat. Les disques ne sont pas d'épaisseur uniforme sur toute leur largeur ; il en est qui sont fusiformes et d'autres en forme de massue. Ces derniers ont leur extrémité renflée constamment tournée vers la périphérie du corpuscule ; les fusiformes ont leur partie épaisse au centre de la figure et leurs extrémités effilées à la périphérie. Et lorsque, comme dans la figure 19, la largeur de toute l'expansion nerveuse est plus petite que celle du tissu de soutien, c'est-à-dire lorsqu'il reste un espace libre entre la périphérie de l'expansion nerveuse et celle du tissu de soutien, on voit facilement dans cet espace les noyaux caractéristiques de ce dernier tissu. En s'en tenant aux apparences, on devrait croire, comme on a cru et comme quelques-uns croient encore, ou bien que l'expansion nerveuse est faite de disques superposés, avec des cellules intercalées, comme il arrive à peu près dans les corpuscules de Grandry, ou bien, comme le voulait Ranvier, qu'il s'agit d'arborisations terminales, avec des renflements libres, en manière de folioles, tournés vers la périphérie du corpuscule. Si l'on considère les divers lobes du corpuscule représenté par la figure 20, on verra que chacun d'eux peut justifier l'une ou l'autre des hypothèses rappelées ci-dessus. En fait

d'hypothèses fondées sur les apparences, en voici encore une troisième : chaque extrémité terminale de la fibre amyélinique prendrait contact avec une des cellules placées dans le tissu de soutien (cellules tactiles de Merkel) et se comporterait avec celle-ci comme les terminaisons hédériformes de la couche de Malpighi de l'épiderme.

Dogiel, moi-même et d'autres ensuite, nous avons clairement démontré que ces trois hypothèses sont erronées. Voici comment se passent réellement les choses.

Disposition réelle.

La fibre nerveuse amyélinique, à peine entrée dans un lobe, commence à décrire, avec un certain ordre, une série plus ou moins longue d'enroulements hélico-spiraux. Cette partie hélico-spirale représente la trame fondamentale de l'expansion nerveuse, sur laquelle s'édifient et de laquelle tirent origine une multitude de ramifications qui tournent, s'enroulent et s'anastomosent dans tous les sens et sans ordre dans l'épaisseur du tissu de soutien. La trame hélico-spirale est plus évidente ou bien parce qu'elle possède les plus grosses varicosités, ou parce que réellement, dans quelques corpuscules, elle est plus superficielle. L'image qui se présente à l'observateur regardant un corpuscule par côté est donc seulement partielle ; elle ne représente que la projection de la trame hélico-spirale, qui couvre tout le reste de la texture de l'expansion nerveuse. Le corpuscule ayant une certaine épaisseur, il nous sera toujours difficile, sinon impossible d'apercevoir ce qui se passe dans son intérieur, sans recourir à quelque artifice, ou bien à un mode d'analyse fait d'un autre point de vue. C'est pourquoi j'ai proposé de recourir à l'écrasement et aux coupes transversales. Une papille contenant un corpuscule de Meissner étant isolée et mise entre deux verres, on presse graduellement avec le doigt sur le couvre-objet jusqu'à ce qu'on ait rompu l'ordre de l'expansion nerveuse. Un petit fragment de peau, dans lequel la bonne réussite de la réaction est certaine, est durci dans l'alcool, et inclus à volonté ou dans la paraffine, ou mieux dans la celloïdine ; on y pratique ensuite des coupes sériées parallèles à la surface cutanée. Dans les deux cas, nous acquérons une idée exacte de la disposition véritable de l'expansion nerveuse. En observant les figures copiées d'après les préparations ainsi obtenues (fig. 21 à 24), nous nous convaincrons d'un coup d'œil que la physiomie et l'ordonnance de l'expansion nerveuse des corpuscules de Meissner n'ont rien à voir avec celles des corpuscules de Grandry, qu'elles ne présentent pas les caractéristiques décrites par Ranvier, et que finalement elles ne contractent pas avec les cellules du tissu de soutien les rapports voulus et décrits. Nous voyons, au contraire, que

Trame hélico-spirale.

l'expansion consiste en un filament continu (si la réaction a été complète) et sans aucune terminaison libre. Des varicosités cylindraxiles grosses, moyennes et petites, ayant une forme de préférence globuleuse ou fusiforme, se succèdent à de courts intervalles, et représentent comme des points nodaux, d'où partent plusieurs filaments grêles de longueur variable, qui les réunissent aux varicosités voisines ou éloignées : et cela sans ordre, pêle-mêle, par un trajet tortueux et

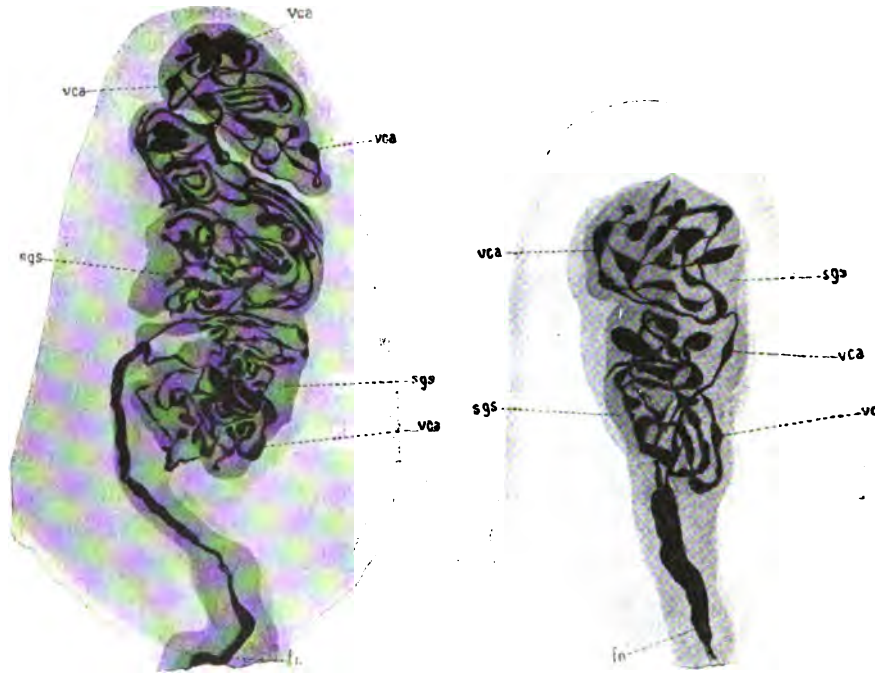


Fig. 21 et *22*.— **Deux corpuscules de Meissner qui ont été comprimés dans la préparation.**

(Pour l'explication des lettres, voir la figure 19).

D'après Ruffini.

Peloton réticulaire.

en s'anastomosant continuellement. Au sens strict des mots, on ne peut parler ici d'un peloton simple, mais d'un peloton dont le filament s'anastomoserait en réseau : on pourrait l'appeler un *peloton réticulaire*. Les coupes transversales démontrent admirablement l'exactitude des faits mis en lumière par l'écrasement et renversent l'idée fausse d'après laquelle l'expansion nerveuse se ferait seulement à la périphérie du tissu de soutien et non dans la partie centrale. S'il est une partie que

fréquemment l'expansion nerveuse n'occupe pas, c'est précisément la périphérie et jamais le centre.

Ainsi sont établis deux faits d'importance capitale : d'abord qu'il n'existe pas, même de loin, une ressemblance entre ces corpuscules et ceux de Grandry, mais qu'on peut au contraire les rapprocher de ces formes ou variétés dans lesquelles l'expansion nerveuse forme un peloton réticulaire ; ensuite que les prétendus renflements terminaux ne peuvent se démontrer dans tous les corpuscules dans lesquels la coloration a parfaitement réussi.

Pas d'analogie entre les corpuscules de Meissner et de Grandry.

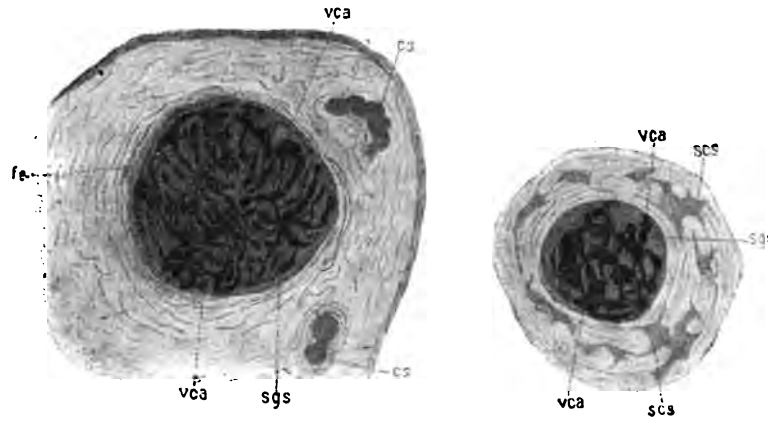


Fig. 23 et *24*. — Deux coupes transversales de corpuscules de Meissner.
cs, capillaires sanguins : — *scs*, corpuscules étoilés : — *vca*, varicosités cylindraxiles ; — *cgs*, tissu de soutien ; — *fe*, capsule connectivo-élastique.
D'après Ruffini.

Tels sont les faits observables dans les corpuscules de Meissner considérés comme typiques.

La forme de l'expansion nerveuse ne se présente pas toujours, même vue par côté, comme nous l'avons décrite. Dans les plus petits corpuscules, et surtout dans ceux dont les lobes sont indépendants, ou bien ont une tendance manifeste à le devenir, la disposition de l'expansion est dessinée avec une telle netteté qu'il n'est pas besoin de recourir à l'écrasement ou aux coupes pour en étudier la conformation. Celle-ci est alors capable de fournir une preuve directe évidente contre ceux qui soutiennent l'une quelconque des opinions opposées. Nous voyons en effet que la fibre nerveuse amyélinique, une fois entrée dans le tissu de soutien, commence immédiatement à prendre une disposition

gomitulaire (en peloton) qu'elle conserve sans changement dans tout un lobe ou dans les divers lobes dont peut être composé le corpuscule. Le filament du peloton n'est pas uniforme, mais présente, à intervalles irréguliers, des varicosités globuleuses ou triangulaires d'où partent des fils grêles qui réunissent en un réseau les varicosités voisines ou lointaines. Ici aussi, il faut donc parler d'un peloton réticulaire. C'est là le mode d'expansion le plus simple et le plus clair de la fibre nerveuse dans les corpuscules de Meissner.

Variations du dispositif nerveux.

Aussi bien dans les corpuscules typiques que dans ceux dont nous venons de parler, il existe d'innombrables différences dans la richesse des arborisations amyéliniques et dans la forme des varicosités. Par exemple, à côté d'un corpuscule dans lequel les arborisations sont assez abondantes pour ne laisser entre elles que des intervalles à peine perceptibles, nous en trouvons d'autres dans lesquels elles sont si peu nombreuses qu'elles laissent facilement apercevoir l'architecture du corpuscule. Les varicosités varient beaucoup quant à leur forme et à leur grandeur. Dogiel en a décrites qui ont la forme de lamelles, tout à fait semblables à celles qu'on observe dans la modalité de corpuscules de Golgi-Mazzoni figurée par lui. Mais nous ne croyons pas, pour les raisons plusieurs fois exposées, que de tels caractères morphologiques nous autorisent à créer de véritables variétés.

4° Appareil nerveux de Timofeew. — L'existence de cet appareil nerveux, signalée par moi-même (34, 35) à la fin de 1901, a été confirmée ensuite par Crevatin et Dogiel. L'appareil nerveux de Timofeew des corpuscules de Meissner est formé de fibres indépendantes de celles qui constituent l'expansion centrale. Elles sont toujours très grêles et fréquemment amyéliniques ; mais quelquefois elles sont revêtues d'une gaine de myéline très mince. Parfois elles marchent accolées à la grosse fibre médullaire de l'expansion centrale ; mais plus souvent elles en sont éloignées. Crevatin les fait provenir ordinairement du réseau sous-papillaire. Dogiel assure qu'elles appartiennent au même type que les fibres nerveuses qui forment les floccules papillaires et les anses qui en dérivent. Dans le voisinage du corpuscule, elles subissent une décomposition en fibrilles très fines, peu nombreuses, qui présentent à de courts intervalles de petites varicosités globuleuses ou fusiformes. Ces fibrilles, réunies en faisceau, se répandent dans le tissu de soutien pour y former l'appareil de Timofeew. Elles peuvent pénétrer dans le corpuscule par un point quelconque de sa périphérie.

Caractères spéciaux de l'expansion de Timofeew.

Nous devons rappeler que, tant avec le chlorure d'or qu'avec le bleu de méthylène, il arrive presque toujours que les deux expansions nerveuses ne sont pas colorées en même temps. Si l'une est nettement visible, l'autre manque tout à fait ; fréquemment dans un même corpuscule, une région montre l'expansion centrale seule, l'autre, l'appareil de Timofeew (*fig.* 25). De tels faits font penser à une légère différence histochimique entre les deux expansions nerveuses.

Fig. 25. — Corpuscule de Meissner, dans la partie inférieure duquel l'expansion centrale a été mise en évidence, et l'appareil de Timofeew dans la partie supérieure.

D'après RUFFINI.

L'expansion nerveuse qui constitue l'appareil de Timofeew est essentiellement différente de l'expansion centrale, dont elle diffère par plusieurs caractères. Les fibrilles résultant de la décomposition de la fibre grêle, en traversant la capsule et à peine entrées dans le tissu de soutien, donnent lieu à une série de subdivisions très fines munies de varicosités globuleuses, fusiformes ou triangulaires. Des plus grosses varicosités partent des rameaux qui tournent, s'entrelacent sans ordre, et s'anastamosent fréquemment avec d'autres varicosités. Les filaments de cet entrelacs réticulaire sont très rapprochés les uns des autres, et se disposent de préférence vers la partie la plus externe du tissu de

soutien, contrairement à l'expansion centrale ou axiale. Quoique l'appareil de Timofeew soit périphérique, et, dans une certaine mesure embrasse l'expansion axiale, toutefois beaucoup de ses rameaux s'étendent aussi dans la partie centrale du tissu de soutien.

Relations des deux expansions nerveuses.

Ici aussi s'est agitée la question de savoir s'il existe des relations de contact ou de continuité entre l'appareil de Timofeew et l'expansion centrale. Crevatin et Dogiel nient catégoriquement l'existence de telles relations ; moi-même (35) j'incline à croire que la continuité en question existe, bien qu'elle soit difficile à démontrer. Quoi qu'il en soit, nous devons penser que les observations faites jusqu'ici sur ce sujet sont encore trop insuffisantes, et qu'elles n'ont pas été conduites avec toute la rigueur désirable pour pouvoir tirer des conclusions certaines.

5° Réticulum de fibres amyéliniques. — En même temps que je reconnaissais et que je démontrais l'existence d'un appareil de Timo-

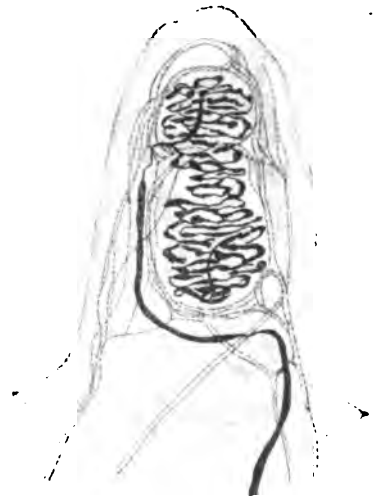


Fig. 26. — Magnifique exemplaire du réticulum de fibrilles amyéliniques autour d'un corpuscule de Meissner.

D'après Crevatin.

feew dans les corpuscules de Meissner, j'indiquais aussi la présence de fibres amyéliniques extrêmement fines qui me parurent, par leur forme et leurs rapports, différentes de celles de cet appareil. Je n'osai alors me prononcer d'une façon décisive à ce sujet. Plus tard, Crevatin et Dogiel ont publié des figures qui, confrontées avec

mes préparations étudiées à nouveau, m'ont décidé en faveur de l'existence d'un réticulum amyélinique absolument différent de l'appareil de Timofeew (*fig. 26*).

Caractères du réticulum péricorpusculaire.

Ce réticulum est formé de fibrilles nerveuses amyéliniques d'une extrême gracilité, qui rarement présentent de toutes petites varicosités. Elles proviennent toujours, du moins à ce qu'on peut dire aujourd'hui, du réseau amyélinique sous-papillaire ; elles sont plus ou moins nombreuses. Après s'être détachées du réseau sous-papillaire, ces fibrilles entrent dans la papille contenant un corpuscule de Meissner et abordent celui-ci. Elles ne pénètrent jamais dans le tissu de soutien. Si elles sont peu nombreuses, elles décrivent autour du corpuscule un petit nombre de tours ; puis elles se replient, retournent vers leur lieu d'origine et se perdent de nouveau parmi les filaments du réseau sous-papillaire. Quand elles sont nombreuses, elles forment, dans l'espace compris entre la surface de la papille et celle du corpuscule, une sorte de corbeille qui entoure complètement ce dernier. Crevatin a donné la figure la plus belle et la plus complète de ce réticulum. Un regard de comparaison sur les figures 25 et 26 nous épargnera une description des différences de structure, de forme et de siège qui existent entre le réticulum de fibres amyéliniques et l'appareil de Timofeew. Quand la coloration est complète, il est difficile de trouver un corpuscule qui ne possède un plus ou moins grand nombre de fibrilles du réticulum en question.

6° Vaisseaux sanguins. — Personne n'a jamais vu de capillaires sanguins pénétrer dans un corpuscule de Meissner. Mais moi-même, Dogiel, Crevatin, Sfameni, etc., nous avons pu constater qu'une anse capillaire se trouve presque constamment dans leur voisinage immédiat. La voie suivie par les liquides nourriciers, depuis le vaisseau sanguin jusqu'au corpuscule, est représentée par les cellules fixes du tissu conjonctif (corpuscules étoilés) interposées constamment comme des chaînes entre le vaisseau et le corpuscule.

Variétés des corpuscules de Meissner.

Les variétés qui méritent vraiment ce nom nous semblent être au nombre de deux. L'une a été mise en lumière récemment par Dogiel, et il nous est agréable de lui assigner le nom de l'illustre histologiste russe ; l'autre est connu, depuis longtemps sous le nom de *corpuscules*

monolobaires. Ces variétés offrent un grand intérêt, non seulement au point de vue morphologique, mais encore parce qu'elles représentent

Fig. 27. — Corpuscule de Dogiel, variété de corpuscule de Meissner. La partie supérieure du corpuscule de Meissner donne naissance à une vaste expansion libre.

D'après Dogiel.

des termes de passage entre les formes typiques et d'autres formes définies d'expansions nerveuses.

1° *Corpuscules de Dogiel* (fig. 27). — Cette variété de corpuscules de Meissner a pour nous un intérêt particulier, parce qu'elle montre nettement qu'une expansion nerveuse *fermée* peut se convertir, partiellement il est vrai, en une expansion *ouverte* : autre fait nouveau propre à faire constater le concept erroné de la stabilité des formes.

Transformation d'une expansion close en expansion ouverte.

Ces corpuscules sont formés de deux parties : l'une close, l'autre ouverte ou libre.

La partie close, située dans la région basale d'une papille, ne se distingue des corpuscules typiques ni par chacun de ses composants, ni par la forme de l'expansion nerveuse.

La partie libre ou ouverte est située dans la portion apicale de la papille. Le point de passage entre les deux parties se trouve au sommet de la partie close. En ce point, la capsule paraît brusquement déchirée, ses bords sont rejetés de côté, tandis que les fibres amyéliniques de l'expansion centrale, réunies en faisceau et entrelacées sans ordre, se jettent à travers la déchirure de la capsule et s'épanouissent librement vers le sommet de la papille. Chemin faisant, les fibres amyéliniques se séparent de plus en plus, formant une large expansion qui occupe le sommet de la papille, jusqu'au contact de la couche basale de l'épithélium. Ainsi le sommet de la papille se trouve occupé par un entrelacs plus ou moins riche de fibres amyéliniques libres, variqueuses, dépendant directement de l'expansion centrale ou axiale du corpuscule de Meissner.

2° *Corpuscules de Meissner monolobaires atypiques*. — Dans cette catégorie ne doivent pas être rangés ces corpuscules de Meissner qui, pour être de très petites dimensions et apparemment faits d'un seul lobe, conservent la forme allongée et la disposition typique de leur expansion centrale. Nous n'avons ici en vue que les corpuscules formés d'un seul lobe, qui n'ont pas de rapports de contact et de continuité de fibre nerveuse avec un corpuscule typique, dont la forme est globuleuse, et dans lesquels la disposition des ramifications amyéliniques s'écarte de celle que nous connaissons. Ces corpuscules se rencontrent dans la couche sous-papillaire et dans la couche papillaire. Dans les papilles, on peut les trouver dans l'une ou dans l'autre des parties basale, moyenne ou apicale. Le plus fréquemment on les trouve dans la couche sous-papillaire et dans les papilles les plus basses.

Ces corpuscules sont pourvus d'une capsule faite de lamelles con-

centriques, qu'on voit nettement parce que la condensation externe de tissu conjonctif manque ou est peu marquée.

Le tissu de soutien est absolument semblable à celui des corpuscules typiques.

A un corpuscule monolobaire arrive, presque toujours, une seule fibre nerveuse myélinique. Celle-ci, abordant à proximité du pôle profond, subit un étranglement préterminal bien manifeste et pénètre dans le tissu de soutien où elle se résoud. Au delà de l'étranglement préterminal, nous trouvons les ramifications amyéliniques accoutumées, avec des varicosités globuleuses ou fusiformes. Ces ramifications décrivent des enroulements désordonnés et forment un peloton dans lequel les fils s'anastomosent (peloton réticulaire). Ce n'est que dans des cas très rares que la fibre amyélinique affecte, très imparfaitement d'ailleurs, une disposition semblable à celle des corpuscules typiques. Nous avons déjà rencontré la même disposition dans les corpuscules de Meissner dont les lobes sont indépendants ou bien ont une tendance manifeste à le devenir.

Signification de cette variété.

Après avoir décrit cette variété, il nous semble opportun de faire quelques considérations sur sa valeur et sur sa signification morphologique.

Évidemment, dans l'ordre que nous avons suivi pour la description des corpuscules de Meissner, nous avons commis une erreur chronologique, qui aujourd'hui était presque inévitable. Nous devons en effet nous demander si les corpuscules monolobaires doivent être considérés comme variété, ou plutôt comme forme simple, et, dirions-nous presque, primitive, des corpuscules de Meissner. Il ne nous semble pas oiseux de consacrer quelques mots à cette question, pour arriver à une conclusion ferme sur la morphologie de ces corpuscules.

Que réellement les monolobaires représentent l'expression la plus simple des corpuscules de Meissner, c'est ce qui semble largement prouvé par tous les faits que nous avons jusqu'ici exposés. Mais il est nécessaire de porter toute notre attention spécialement sur trois de ces faits : la forme des plurilobaires, les caractères de l'expansion nerveuse et quelques propriétés du tissu de soutien.

Fusion progressive des lobes.

La forme des plurilobaires parle nettement en faveur d'une réunion plus ou moins intime de diverses unités. Depuis ces cas dans lesquels un certain nombre de lobes indépendants se trouvent simplement réunis en file, et dans lesquels les éléments n'ont entre eux qu'un simple contact, jusqu'à ces autres cas où il n'est plus possible de découvrir les traces d'une constitution lobaire, à cause de la fusion

des éléments, nous observons toute une série de formes de passage, grâce auxquelles nous assistons de la manière la plus évidente à la fusion graduelle de plusieurs unités et, en dernière analyse, à la formation d'un corpuscule dans lequel on chercherait en vain les signes d'une constitution lobaire.

Les caractères de l'expansion nerveuse changent en même temps que les rapports des lobes entre eux. Nous voyons en effet que la dispotion des monolobaires est à peu près conservée dans chacun des lobes d'un plurilobaire à lobes non fusionnés : c'est-à-dire qu'on retrouve une disposition en peloton. Au contraire, dans les plurilobaires à lobes fusionnés, l'expansion nerveuse affecte la disposition hélico-spirale. Et cette disposition est conservée, disons mieux, perfectionnée, dans les corpuscules où toute trace de division en lobes est effacée. Pour expliquer un tel changement de disposition, du reste non fondamental, on pourrait penser que, en conséquence de la fusion de plusieurs lobes, l'aire d'expansion nerveuse vient à être diminuée dans le sens de l'axe du corpuscule, et que, pour suppléer à une telle diminution, la fibre amyélinique s'ordonne en circonvolutions hélico-spirales étroites, occupant un espace moindre que celui nécessité par un peloton lâche.

L'étude de la forme des noyaux du tissu de soutien peut renforcer cette hypothèse. Dans les monolobaires et les plurilobaires à lobes séparés, on observe difficilement les noyaux caractéristiques, écrasés de l'extérieur à l'intérieur, tandis que cela est fréquent dans les corpuscules qui ont des lobes partiellement ou complètement fusionnés. Cette disposition, suivant toute probabilité, doit son origine à un fait mécanique. Ce fait est peut-être en relation directe avec la compression supposée exercée suivant l'axe du corpuscule, ou bien il dépend directement de la disposition de la fibre pâle.

La variété monolobaire est primitive.

La considération de tous ces faits nous dispose de plus en plus à accepter l'hypothèse d'après laquelle les monolobaires représenteraient la forme élémentaire du corpuscule de Meissner.

Cela posé, si nous voulons établir les caractères de parenté entre les corpuscules de Meissner et ceux de Grandry, il faut évidemment les chercher non pas entre ceux-ci et les corpuscules de Meissner typiques, mais bien entre les formes les plus simples des corpuscules de Grandry et les monolobaires. Mais pour autant que l'on soit disposé à établir une semblable parenté, il n'est pas possible de trouver le moindre fait qui puisse justifier la tentative. D'autre part, il est aisé de penser aux grandes difficultés qu'il y a à retrouver des caractères de parenté entre des corpuscules qui se trouvent dans un groupe res-

treint d'Oiseaux, et dans une localité déterminée de leur corps, et des corpuscules qui, comme ceux de Meissner, sont l'apanage des espèces les plus évoluées des Mammifères. Ce n'est point ici le lieu de présenter les quelques preuves conquises par l'analyse moderne et qui démontrent jusqu'à l'évidence combien la progression phylogénétique influe sur la spécialisation des sens : circonstance d'où dérivent naturellement les formes nouvelles et leur grande variabilité. Et, abstraction faite de toutes ces considérations, comment pouvons-nous considérer les corpuscules de Grandry comme les formes primitives des corpuscules de Meissner, si de ceux-là nous ne connaissons ni la fonction, ni la nature des cellules spéciales qui servent de soutien aux fibres nerveuses ?

Floccules nerveux papillaires.

Si, d'un côté, les corpuscules de Meissner typiques peuvent partiellement se transformer en une expansion libre (corpuscules de Dogiel), d'autre part on passe des monolobaires, par une série de changements, à d'autres formes d'expansion nerveuse : ce sont celles que j'ai décrites et figurées à la fin de 1894, et auxquelles je donnerai le nom de *floccule* (*fiocchetto*) *papillaire* (Ruffini, 32). Sfameni, Léontowitsch, Crevatin, Dogiel, etc., en ont successivement confirmé la présence et la structure.

Formes intermédiaires.

Nous nous occuperons d'abord des changements qui se produisent dans les monolobaires pour arriver à la forme de floccules. Les monolobaires sont facilement transformables. Ils ne se modifient pas dans une direction unique pour donner lieu aux floccules ; mais leurs transformations sont parfois telles qu'il serait assez difficile à un œil non exercé d'en reconnaître certaines formes singulières et étranges. Mais nous employons ici, évidemment, une manière de parler qui ne correspond pas scrupuleusement à la réalité. Les monolobaires ne se *transforment* pas réellement dans un sens ou dans un autre et *ne donnent pas naissance* à telle forme ou à telle autre, au sens strict des mots ; mais entre les monolobaires et les formes dont nous voulons parler il existe des termes de passage qui nous permettent de rapporter ces formes aux monolobaires.

Pour arriver aux formations singulières dont nous venons de parler, la fibre amyélinique des monolobaires manifeste d'abord une

tendance à s'épanouir, et le corpuscule perd graduellement la capsule et le tissu de soutien. Nous trouvons finalement que la fibre amyélinique s'est épandue dans tous les sens, a formé une sorte de plaque, souvent de forme étrange, avec des varicosités volumineuses et de forme variée; la capsule et le tissu de soutien ont disparu; mais le tissu conjonctif papillaire se montre toujours légèrement condensé au niveau de l'expansion nerveuse.

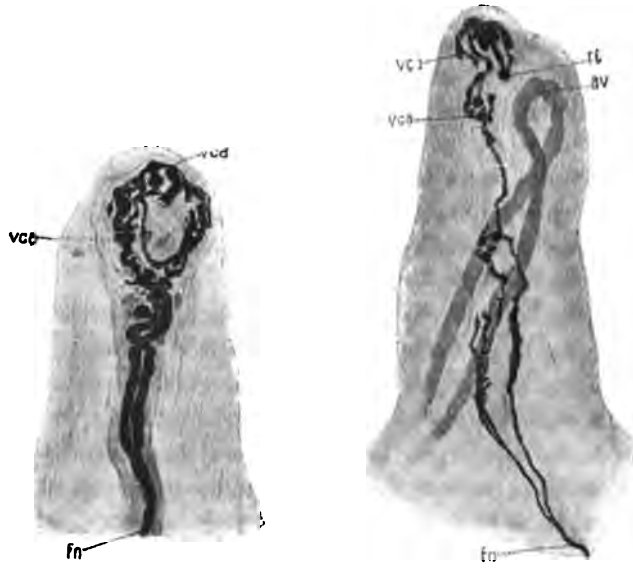


Fig. 28 et *29*. — Formes de passage entre les corpuscules de Meissner monolobaires et les touffes papillaires.

fn, fibres nerveuses à myéline: — *vca*, varicosités cylindraxiles: — *av*, anse: vasculaire: — *rt*, renflement terminal.

D'après Ruffini.

Un peu moins compliquées sont les transformations qui surviennent dans un monolobaire, pour arriver à la formation d'un floccule. La diminution de volume de tout le corpuscule a pour conséquence un rappetissement de l'expansion nerveuse, qui se ramasse de plus en plus sur elle-même et modifie sa propre disposition. Celle-ci nous apparaît parfois sous forme d'un petit corpuscule globuleux, ou en massue, d'autres fois sous forme de crosse ou d'anneau. Dans ce cas donc, les ramifications amyéliniques, avant de s'épandre dans tous les sens, comme dans le cas précédent, se réduisent en largeur et s'accroissent

en longueur, donnant lieu aux formes de crosse ou d'anneau, qui sont les variations les plus voisines de la forme de floccule. Si, en effet, nous supposons que l'expansion nerveuse diminue encore un peu, ou se déploie, et que ses rameaux s'individualisent et courent côte à côte en s'entrelaçant, nous aurons nettement sous les yeux le phénomène qui se passe dans la nature. Aux transformations de l'expansion nerveuse succèdent celles de la capsule et du tissu de soutien.

La capsule se modifie, mais ne disparaît pas entièrement; si bien que dans les formes en crosse et dans les modifications encore plus avancées, nous en pouvons observer la présence sous forme d'une condensation du tissu conjonctif et du tissu élastique qui environnent l'expansion nerveuse. Et il en est de même du tissu de soutien dont nous pouvons retrouver des traces même dans certains floccules papillaires.

Après avoir pris connaissance des formations spéciales intermédiaires entre les monolobaires et les floccules, passons maintenant à la description de ces derniers.

Floccules typiques.

La forme des floccules papillaires est en relation avec leur grandeur. Petits et courts, ils prennent fidèlement la forme de flocons [fig. 30]; grands et longs, ils peuvent presque prendre la forme d'une arborescence, mais sans jamais s'étendre beaucoup en largeur; ils sont toujours plus longs que larges. Leur axe est toujours parallèle à celui de la papille, qu'ils parcourent de la base au sommet. Arrivés au sommet, fréquemment ils se replient et descendent en sens inverse sur un trajet plus ou moins long. Ils sont presque toujours situés à la périphérie d'un cône papillaire et le parcourent assez rarement dans son axe. On peut en trouver aussi bien dans les papilles contenant des corpuscules de Meissner que dans celles qui n'en ont pas. Leur nombre est certainement de beaucoup inférieur à celui des corpuscules de Meissner.

Origine des fibres nerveuses des floccules.

Les fibres nerveuses destinées aux floccules papillaires peuvent provenir de trois sources, qui, par ordre de fréquence, sont les suivantes : 1° de la même fibre qui se distribue à un corpuscule de Meissner ; 2° de fibres indépendantes provenant du plexus superficiel ; 3° du réseau amyélinique sous-papillaire. La provenance des fibres nerveuses influe sur la forme et sur la grandeur des floccules. C'est ainsi que les fibres dérivant de celles des corpuscules de Meissner, et surtout du réseau amyélinique sous-papillaire forment les plus petits floccules tandis que les fibres indépendantes, provenant du plexus superficiel, donnent des floccules plus longs et plus riches en arborisations amyéliniques. Le fait que certains floccules dérivent des

mêmes fibres nerveuses qui se distribuent aux corpuscules de Meissner fait supposer qu'entre ces deux formes il existe une parenté fonctionnelle.

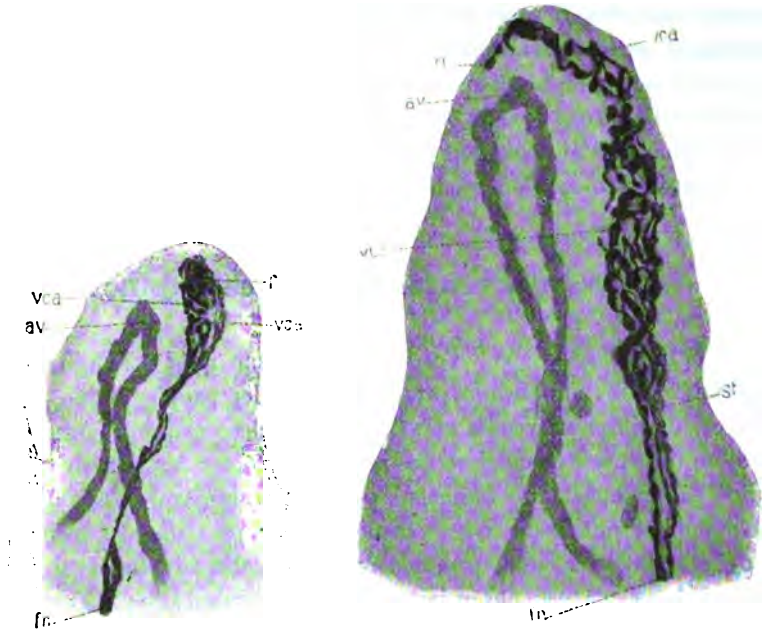


Fig. 30. — Touffe papillaire courte.

Fig. 31. — Touffe papillaire longue et recourbée vers le sommet de la papille.

fn, fibre nerveuse : — *av*, anse vasculaire : — *vca*, varicosités cylindraxiles : — *F*, touffes.

D'après RUFFINI.

Les caractères morphologiques de l'expansion nerveuse sont très simples. D'une manière générale on peut dire que la fibre nerveuse devient amyélinique (quand elle ne l'est pas déjà, comme lorsqu'elle dérive du réseau sous-papillaire) un peu avant d'avoir gagné la base du cône papillaire ou immédiatement après; elle se divise ensuite en un nombre plus ou moins grand de ramuscules amyéliniques, riches en varicosités, qui cheminent parfois très rapprochés, étroitement entrelacés, et d'autres fois plus ou moins séparés, simulant une arborescence. C'est dans ce dernier cas surtout qu'on observe les soi-disant renflements terminaux. C'est dans les formes les plus courtes que l'extrémité de l'expansion se montre le plus élargie ; au contraire,

dans les formes les plus longues, l'extrémité est plus mince que la partie moyenne qui est renflée.

Il paraît certain que les floccules sont pourvus d'une enveloppe capsulaire ; mais on n'en pourrait dire autant du tissu de soutien. Tandis que dans la majorité des cas celui-ci n'est pas visible, dans quelques autres, au contraire, il paraît indubitable que l'expansion nerveuse est, pour le moins, soutenue par une condensation du tissu conjonctif avec des noyaux plutôt abondants.

Les floccules ne possèdent pas une vascularisation particulière, mais se trouvent toujours au voisinage immédiat des anses capillaires.

Fibres nerveuses libres des papilles.

Historique.

A la fin de 1869, W. Tomsa (44), en une note préliminaire de quelques mots, annonça la présence, dans les papilles dites vasculaires, de fibres nerveuses amyéliniques grêles ; celles-ci formeraient autour des anses vasculaires des réseaux à points nodaux variqueux, d'où partiraient de fins ramuscules destinés à la paroi des capillaires. L'auteur ne put savoir avec certitude si ces ramuscules se terminent sur les noyaux ou dans le protoplasma des cellules de cette paroi. Cette courte note n'a pas été suivie d'une autre publication ; Tomsa n'a pas donné de figures représentant les images par lui observées ; par-dessus tout, sa brève description ne correspond pas du tout à ce qui a été vu plus tard : aussi sommes-nous fondés à supposer qu'il a pris pour des nerfs quelques images fausses qu'on peut facilement obtenir dans certaines colorations mal réussies par le chlorure d'or.

En 1892, pour la première fois, j'ai décrit et figuré (Ruffini, 28) des fibres nerveuses véritables et spéciales qui se distribuent dans les papilles dites vasculaires. Successivement (29, 32) j'en fis mieux connaître l'origine, le mode d'expansion et les rapports. Plus tard, Crevatin et Dogiel confirmèrent et complétèrent mes observations. Aussi connaissons-nous aujourd'hui assez bien la morphologie de ces nerfs, quelques points toutefois difficiles à mettre nettement en évidence, restent toujours obscurs.

Grande diffusion des fibres libres papillaires.

Les fibres nerveuses libres papillaires peuvent se trouver dans toutes les papilles du derme. Mais elles sont de préférence l'apanage des papilles qui ne contiennent pas de corpuscules de Meissner. Les expansions qu'elles constituent ne possèdent jamais ni enveloppe

capsulaire, ni tissu de soutien : elles appartiennent donc à la catégorie des expansions libres ou ouvertes. Elles peuvent être plus ou moins abondantes, mais il n'existe pas de papilles qui en soient dépourvues.

A propos de ces fibres nerveuses, nous devons prendre connaissance : 1° de leur dérivation ; 2° de leur manière de se comporter dans une papille ; 3° de leur destination ultime.

1° *Origine des fibres nerveuses libres des papilles*. — Ces fibres peuvent être myéliniques ou amyéliniques. Dans le premier cas, elles dérivent du plexus superficiel ; dans le second cas, du réseau amyélinique sous-papillaire. Dans quelques cas rares, au lieu de voir se détacher du plexus superficiel des fibres isolées qui se portent séparément, par un trajet tortueux, vers les papilles, on en voit partir de véritables troncules nerveux contenant un certain nombre de fibres. D'ailleurs ces troncules ne pénètrent jamais comme tels dans les papilles ; mais après avoir atteint la couche sous-papillaire, ils se replient ; leurs fibres s'éparpillent et se distribuent à diverses papilles. Les fibres nerveuses amyéliniques, provenant du réseau amyélinique sous-papillaire, après un décours plus ou moins long et toujours tortueux, pénètrent dans la base du cône papillaire et se répandent dans la papille.

2° *Manière dont se comportent les fibres nerveuses libres dans les papilles*. — Le sort de ces fibres étant différent suivant qu'elles sont myéliniques ou amyéliniques, il est nécessaire d'en faire séparément l'étude.

A. Fibres nerveuses myéliniques. — Les papilles ne contenant pas de corpuscules de Meissner, comme parfois aussi celles qui en contiennent, peuvent être abordées par une ou plusieurs fibres à myéline. Ces fibres deviennent amyéliniques immédiatement avant ou après leur pénétrétration dans la base d'un cône papillaire. Au delà de l'étranglement préterminal, elles se divisent, d'une façon caractéristique, en une quantité plus ou moins considérable de fibrilles très fines, variqueuses, cheminant réunies en un seul faisceau sur un trajet plus ou moins long. Ensuite elles s'éparpillent et se répandent de diverses manières. Nous pouvons ici distinguer deux modalités d'expansions : *a*) l'une, la plus fréquente, observée d'abord par moi, et à laquelle j'ai donné le nom d'*expansions en anses entortillées; b*) l'autre, plus rare, mise en évidence par les recherches

récentes de Dogiel et de Crevatin ; celle-ci a reçu des noms divers : Dogiel l'appelle *pelotons nerveux non encapsulés* (*uneingekapselte Nervenknæuel*), et Crevatin *corbeilles nerveuses* (*panierini nervosi*). Je préfère appeler plus simplement *pelotons libres* (*gomitoli liberi*) cette modalité d'expansion nerveuse.

a) *Expansions en anses entortillées.* — A peine les fibrilles variqueuses, résultant des divisions de la fibre amyélinique, se sont-elles séparées, qu'elles commencent à former une quantité de tours et d'enroulements, tortueux et fréquemment désordonnés. Ces tours, plus ou moins serrés, s'opèrent toujours ou presque toujours autour

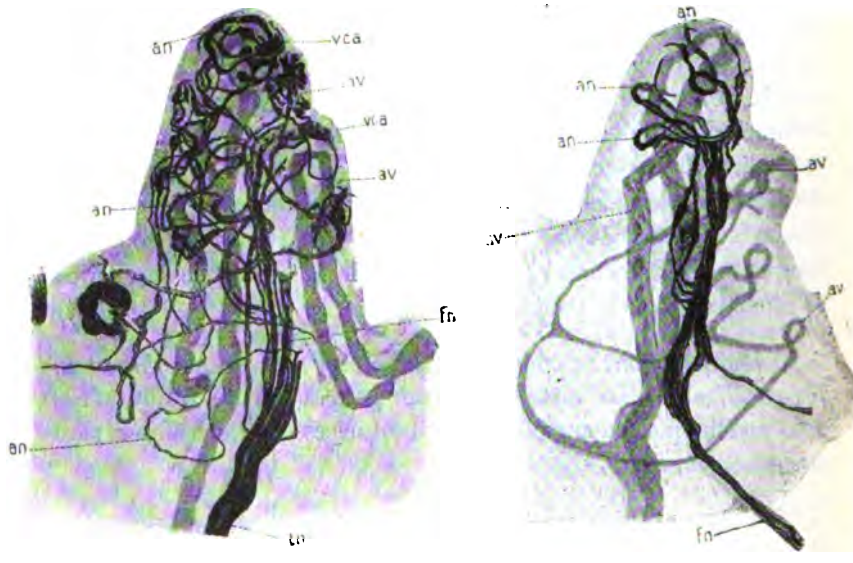


Fig. 32 et *33*. — **Diverses manières dont se comportent les fibres nerveuses libres myéliniques des papilles, en formant les expansions en anses entortillées.**

an, anse nerveuse : — *fn*, fibre nerveuse ; — *aa*, anses anastomotiques ; — *rt*, renflements terminaux : — *tn*, troncules nerveux : — *av*, anses vasculaires.

D'après Ruffini.

d'une anse capillaire plus ou moins voisine des fibres. Et comme ces fibres amyéliniques se comportent vis-à-vis des capillaires sanguins à peu près comme les liserons communs par rapport aux plantes auxquelles ils s'attachent, je les ai appelées *fibres en anses entortillées ;* ce qu'on s'est accordé à trouver juste. Lorsque un petit nombre de fibres, une ou deux, entrent dans une papille, elles se

Relations des fibres nerveuses avec les vaisseaux capilllaires.

portent d'habitude directement vers son sommet, où elles émettent quelques ramifications ; puis, dépassant un peu l'anse capillaire, elles se replient en arc, et commencent à descendre du côté opposé ; en descendant elles s'enroulent autour du vaisseau capillaire. Il est rare d'observer des fibres amyéliniques plus grosses, qui se portent vers le sommet de la papille où, formant des volutes plus ou moins abondantes, elles entourent et couvrent, en guise de capuchon, l'extrémité de l'anse capillaire ; dans le cas où les volutes sont peu nombreuses, on a, au contraire, l'apparence d'un anneau. Même dans ces cas, quelques rameaux grêles redescendent vers la base de la papille.

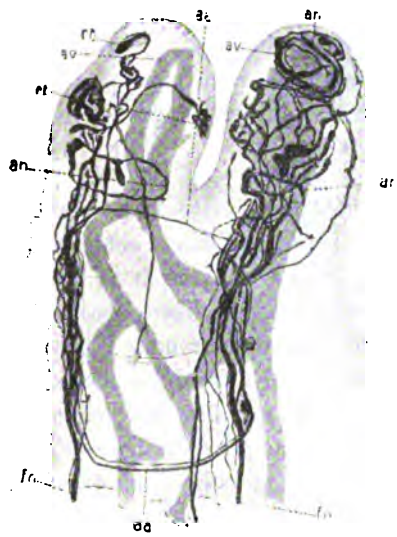


Fig. 34. — Diverses manières dont se comportent les fibres nerveuses libres myéliniques des papilles, en formant les expansions en anses entortillées.

Fig. 35. — Expansion en anse entortillée, couvrant en guise de capuchon la courbe d'une anse vasculaire.

Explication des lettres comme pour les fig. 32 et 33.
D'après Ruffini.

Les fibres des anses entortillées peuvent être plus ou moins nombreuses. Elles sont parfois tellement abondantes qu'elles couvrent totalement l'anse vasculaire de la papille. Dans ces cas, il est très malaisé d'étudier la manière dont se comportent les ramifications nerveuses ; les papilles plutôt pauvres en nerfs se prêtent mieux à

cette étude. Quand les ramifications nerveuses sont abondantes, elles prennent l'aspect de broussailles intriquées, et les rameaux s'entortillent et s'anastomosent en désordre dans le tissu conjonctif papillaire, autour du vaisseau sanguin. Entre les expansions nerveuses de deux ou plusieurs papilles voisines, il existe toujours de nombreux rameaux anastomotiques. Quand une de ces expansions se trouve dans la même papille qu'un corpuscule de Meissner, elle est très pauvre en ramifications et prend plutôt l'aspect d'un floccule étalé.

Nous ne ferons que mentionner les renflements terminaux, éloignés des vaisseaux ou attachés à leur paroi dont je parlai dans mon travail : les observations de Crevatin et de Dogiel m'ont en effet convaincu qu'ils n'existent que si la coloration est incomplète.

Quand la coloration est complète, nous voyons constamment, dans les cas où les nerfs sont nombreux comme dans les cas inverses, que les anses entortillées, après leur enroulement, se dirigent de nouveau, par un chemin plus ou moins tortueux, vers la base du cône papillaire. Les fibres descendantes sont généralement plus grêles que les ascendantes et toujours isolées.

b) *Pelotons libres.* — Quand les volutes que décrivent les ramifications amyéliniques des fibres nerveuses libres papillaires sont exagérées par rapport à celles que nous avons déjà vues dans la figure 35, ce qui, à notre avis, doit être rare, on a les pelotons libres observés et décrits à part par Crevatin et Dogiel. Comme leur nom l'indique, ces pelotons n'ont ni enveloppe capsulaire, ni tissu de soutien. Les circonvolutions capricieuses décrites par les ramifications nerveuses plus ou moins abondantes peuvent se faire ou bien autour de l'anse capillaire, ou bien à distance de celle-ci, dans un point quelconque du territoire papillaire. Ces pelotons étant de petit volume n'occupent qu'une petite partie de la papille ; autour d'eux, dans la même papille, il existe des expansions libres, à anses entortillées, provenant de fibres indépendantes ou même de la même fibre qui forme les pelotons libres.

B. Fibres nerveuses amyéliniques. — Ces fibres proviennent, comme nous l'avons dit, du réseau amyélinique sous-papillaire. Elles sont extrêmement grêles et rarement variqueuses. Leur nombre peut être plus ou moins grand suivant les cas. Elles entrent dans la papille par sa base et se comportent d'après deux modes différents : elles forment des *expansions en anses entortillées*, comme celles qui proviennent de

fibres myéliniques; ou bien elles s'adossent dès le début aux vaisseaux sanguins et forment des *réticules périvasculaires* très élégants.

Fig. 36. — Peloton libre de Dogiel, placé au centre d'une papille. De la même fibre qui fournit le peloton, partent aussi des fibres qui gagnent le sommet de la papille et vont se distribuer à l'épithélium.

D'après Dogiel.

α) *Expansions en anses entortillées.* — On peut parfois distinguer celles-ci des autres, grâce à la minceur de leurs expansions cylindraxiles. Mais fréquemment elles ne se distinguent par aucun caractère autre que leur provenance. Leur manière de se comporter dans la papille est tout à fait semblable à celle que nous avons vue pour les

autres fibres. D'ailleurs, et cela est digne de remarque, elles ne forment jamais d'expansions assez abondantes pour couvrir l'anse vasculaire, ni de pelotons libres, ou de ces enroulements en capuchon que nous connaissons.

β) *Réticules périvasculaires.* — Bien différents de ceux qu'avait indiqués Tomsa, ils ont été décrits et bien représentés par Crevatin. Des fibrilles très grêles, provenant du réseau amyélinique sous-papillaire, se dirigent vers la base d'une papille, et s'accolant de façon précoce à la paroi des vaisseaux, pénètrent avec ceux-ci dans la papille. Ils suivent toujours, plus ou moins étroitement, le capillaire, décrivent autour de lui des volutes ou forment autour de lui des réseaux fins et élégants, qu'il me paraît difficile de mettre aussi bien en évidence que l'a fait Crevatin (*fig. 37*). Les filaments de ce réticulum ne paraissent pas se terminer sur les parois vasculaires ; entrés dans la papille avec le vaisseau, ils le suivent et redescendent avec lui vers la couche sous-papillaire.

Nous devons ici nous poser nécessairement cette question : *Les expansions des fibres myéliniques et celles des fibres amyéliniques peuvent-elles ou non coexister dans la même papille?* Les observations faites à ce sujet nous renseignent peu, ou sont contradictoires. De mes figures et de quelques-unes de celle de Crevatin, il résulterait que la présence des unes exclurait celle des autres; mais dans leur description, Crevatin aussi bien que Dogiel parlent indifféremment des deux sortes de fibres et des anastomoses qu'il y aurait entre leurs expansions. C'est là certainement un des points obscurs qui méritent d'être plus soigneusement étudiés, parce que la solution de cette question serait intéressante, non seulement pour la morphologie, mais encore pour la physiologie.

Fig. 37. — Magnifique exemple de réticulum périvasal.
D'après Crevatin.

Fibres descendantes.

3° *Destination ultime des fibres nerveuses libres des papilles.* — Nous avons déjà indiqué à plusieurs reprises que les anses entortillées des deux sortes de fibres nerveuses papillaires et les réticules périvasculaires, après avoir formé leurs enroulements et réticules expansionnels, se recourbent en bas, vers la base des cônes papillaires, en constituant les branches descendantes de ces fibres ner-

veuses. Il paraît certain, surtout depuis les observations de Dogiel, que les fibres descendantes vont toujours se mettre en relation directe avec le réseau amyélinique sous-papillaire.

Fig. 38. — De l'expansion nerveuse en anses entortillées, qui occupe cette papille, partent des rameaux à destination épithéliale qui vont former le réseau de Langerhans.

D'après Dogiel.

Fibres à destination épidermique.

Mais, outre ces fibres descendantes, Dogiel a mis en évidence d'autres fibres ascendantes qui vont se distribuer à l'épithélium de la couche de Malpighi. Celles-ci tirent leur origine des rameaux de l'expansion en anses entortillées et des fibres nerveuses destinées aux pelotons libres. Elles prennent part à la formation du réseau de Langerhans (*fig. 38*).

Corpuscules de Golgi-Mazzoni

Ni moi-même, ni Sfameni, ni Crevatin, ni d'autres avant nous, n'avions jamais observé de corpuscules de Golgi-Mazzoni dans les papilles de la peau humaine. Dogiel seul décrit et figure des corpuscules, qu'il dit appartenir à cette variété de corpuscules de Pacini. Tout en reconnaissant complètement la compétence de l'illustre

histologiste russe, nous nous permettons toutefois de douter que la classification des formes observées par lui soit exacte.

Après ce que nous avons exposé au chapitre relatif aux corpuscules de Meissner monolobaires, et confrontant la description et les figures de Dogiel soit avec ce qu'on avait jusqu'à maintenant observé, soit avec nos propres préparations, nous croyons que, dans les cas décrits par Dogiel, il s'agit plutôt de corpuscules de Meissner monolobaires. Les mêmes raisons nous conduisent à étendre aussi notre doute à beaucoup de corpuscules semblables trouvés par Dogiel dans la couche sous-papillaire.

Des recherches plus attentives décideront en faveur de l'une ou de l'autre opinion.

CHAPITRE II

EXPANSIONS NERVEUSES DANS L'ÉPIDERME

§ 5. — Couche de Malpighi

L'analyse moderne a non seulement enrichi nos connaissances sur la distribution des nerfs dans le derme de la peau humaine, mais encore elle a apporté une nouvelle et très remarquable contribution à l'étude de la provenance des fibres nerveuses, de la disposition et de la structure des deux formes d'expansion nerveuse épidermique, phylogénétiquement et morphologiquement différentes.

Les expansions nerveuses de l'épiderme représentent le type classique et le plus anciennement connu des expansions nerveuses libres. Elles occupent seulement le corps muqueux de Malpighi, c'est-à-dire la couche germinative et celle des cellules épineuses ou polygonales. La couche granuleuse n'est jamais pénétrée par aucune fibre nerveuse.

Dans le corps muqueux de Malpighi, nous distinguons deux formes d'expansion nerveuse : 1° le réseau de Langerhans ; 2° les terminaisons hédériformes. Quoique ces deux formes existent dans une région quelconque du territoire cutané, un des points de prédilection pour leur étude nous est toutefois fourni par la pulpe des doigts.

Réseau de Langerhans

Découverte par Langerhans en 1868, cette forme d'expansion a été étudiée par plusieurs observateurs, et les discussions relatives à l'interprétation de quelques-unes de ses particularités se sont poursuivies jusqu'à nos jours.

Phylogénétiquement, elle représente la forme la plus ancienne des expansions nerveuses dans l'épiderme des Vertébrés.

Provenance des fibres nerveuses.

La provenance des fibres nerveuses destinées à la formation du réseau de Langerhans a été récemment très bien étudiée par Dogiel. Elles proviennent des rameaux ascendants des fibres nerveuses libres papillaires, et, plus précisément, des expansions en anses entortillées et des fibres nerveuses destinées aux pelotons libres. On est ainsi arrivé à abattre définitivement la vieille conception d'après laquelle les fibres nerveuses destinées à l'épiderme ne passeraient jamais par les papilles du derme, mais pénétreraient toujours par les crêtes épithéliales de la couche de Malpighi.

Leur trajet et leur terminaison.

Les fines fibres nerveuses amyéliniques, munies de petites varicosités, pénètrent dans l'épithélium et y forment un réseau très élégant à mailles plutôt larges. Ce réseau est surtout évident dans la couche germinative et dans la partie la plus interne de la couche des cellules épineuses. Tôt ou tard, ce réseau s'éparpille en rameaux indépendants et variqueux qui se dirigent tortueusement vers la surface libre de l'épithélium, ou plus exactement vers la couche granuleuse, sans y pénétrer. Nous voyons ensuite constamment, sur la limite externe de la couche des cellules épineuses, ces fibres se terminer par un renflement en forme de petite boule ou de petit bouton. Jusque-là, actuellement, l'accord est complet.

Mais, à propos du réseau de Langerhans, il est une question litigieuse, celle des points nodaux. Sur ces points nodaux se trouvent parfois des varicosités en forme de petits boutons, comme dans presque tous les réseaux nerveux, et d'autres fois des éléments particuliers, sur la véritable interprétation desquels nous sommes encore aujourd'hui dans une assez grande obscurité. Il est bon d'en prendre connaissance avant de passer à l'interprétation.

Cellules de Langerhans.

Ces éléments ressemblent assez exactement aux cellules nerveuses pyramidales. Elles ont un corps en forme de pyramide triangulaire dont le sommet est tourné presque constamment vers la surface profonde de l'épithélium, et la base vers la surface libre. De chacun des trois angles partent des rameaux plutôt trapus qui se résolvent en une quantité plus ou moins grande de ramifications dendritiques longues et grêles. Tandis que les ramifications qui partent des deux angles externes sont presque toujours multiples et longues, celle qui part de l'angle interne est généralement unique. Ces éléments sont particulièrement abondants dans la couche germinative, mais on peut aussi les observer dans la couche des cellules épineuses. Dans ce dernier cas, leurs prolongements sont plus délicats que lorsqu'ils sont situés dans la couche germinative. Ils semblent intercalés entre les

mailles du réseau de Langerhans, dont ils représentent parfois, comme nous l'avons dit, les points nodaux. Il semble aussi que les filaments nerveux du réseau se continuent directement avec les prolongements dendritiques. On les met en évidence par le chlorure d'or, le bleu de méthylène et surtout par la réaction chromo-argentique. Cette dernière leur donne constamment une coloration foncée, tandis qu'avec le chlorure d'or ils apparaissent colorés tantôt en violet sombre, tantôt en gris violacé. Dans ce dernier cas, leur protoplasma est finement granuleux.

Leur signification.

LANGERHANS interpréta les éléments en question comme de véritables cellules nerveuses (*cellules de Langerhans*). L'écho de cette hypothèse s'est répercuté jusqu'à notre époque ; et, même aujourd'hui, il est des auteurs qui croient pouvoir encore parler à ce propos de cellules nerveuses. EBERTH et RANVIER n'ont pas accepté l'opinion de LANGERHANS ; ayant observé que dans la peau en proie à un processus irritatif ces cellules sont plus nombreuses que dans la peau normale, ils émirent cette hypothèse ingénieuse qu'il s'agirait de cellules migratrices ou leucocytes ; ceux-ci, ayant pénétré dans l'épiderme, parcourraient les canaux destinés à loger les nerfs intraépithéliaux.

Les cellules de Langerhans ne sont pas nerveuses.

Nous devons considérer comme erronées ces deux théories. L'hypothèse de l'existence de cellules nerveuses périphériques étant devenue caduque par la loi de l'origine pluricellulaire des nerfs et par d'autres raisons tirées de l'analyse morphologique directe, la théorie de LANGERHANS doit être nécessairement abandonnée. Dans celle-ci, d'ailleurs, le point relatif à la continuité apparente des filaments nerveux du réseau avec les cellules étoilées resterait toujours douteux. Mais une étude comparative pourra nous convaincre de l'inexactitude d'un tel rapport. En étudiant le réseau nerveux de la substance propre de la cornée, nous pouvons obtenir des colorations très intenses par lesquelles sont mis en relief non seulement le réseau nerveux, mais encore les « corpuscules cornéens ». Or, dans ce cas, si nous observons nos préparations à un fort grossissement, nous aurons l'impression exacte d'une anastomose directe entre les filaments du réseau et les prolongements des corpuscules cornéens ; ceux-ci nous apparaîtront souvent comme les points nodaux du réseau lui-même. Si par contre nous obtenons une coloration élective sur les nerfs, les cellules étoilées ou bien seront invisibles, ou bien apparaîtront légèrement ombrées. Et c'est précisément dans ce dernier cas que nous nous convaincrons des fausses apparences dont il était question plus haut ; nous verrons que le réseau nerveux ne contracte jamais de rapports de continuité

avec les prolongements des cellules connectives, et que ceux ci ne constituent jamais des points nodaux entre les mailles de ce réseau. Les mêmes faits peuvent s'observer pour le réseau et pour les cellules de Langerhans.

Elles ne sont pas des leucocytes.

L'interprétation d'Eberth et Ranvier tombe devant une critique fondée sur l'observation des faits. Quiconque a étudié la migration des leucocytes à travers les espaces lymphatiques de Bizzozero, précisément dans les cas d'inflammation de la peau, sait très bien quelles apparences ils prennent dans l'acte de la migration, et combien leurs formes variées sont essentiellement différentes de celles des cellules de Langerhans. Abstraction faite aussi de leur taille diverse et du chemin trop spécifique que leur a assigné Ranvier, nous nous bornerons à mettre en relief un simple fait qui est en contradiction évidente avec cette manière de voir. Avec quelque obstination que nous traitions des morceaux de peau enflammée par les méthodes les plus appropriées à la coloration des nerfs intraépithéliaux (réaction chromo-argentique, bleu de méthylène, chlorure d'or), nous ne réussirons jamais à obtenir la coloration des leucocytes, parce qu'ils sont en réalité incolorables par ces méthodes. Nous verrons, au contraire, très souvent les cellules de Langerhans colorées : et, précisément dans ces cas, comme l'a justement observé Ranvier, elles sont plus nombreuses. Dans les processus inflammatoires, les leucocytes sont clairsemés dans la couche germinative, nombreux dans la couche des cellules épineuses, très nombreux immédiament au-dessous de la couche granuleuse. Les cellules de Langerhans sont au contraire très nombreuses dans la couche génératrice, peu nombreuses dans celle des cellules épineuses, il n'y en a pas du tout sous la couche granuleuse.

Ce sont des cellules connectives.

Mais il est superflu désormais d'insister dans l'accumulation des preuves contre les deux hypothèses que nous considérons, à juste titre comme insoutenables. Et quelle autre interprétation est-il possible de donner aux éléments en question? Me ralliant à l'avis de Retzius (25-*b*), je considère comme certain que ce sont des cellules connectives. Leur forme, leur réaction vis-à-vis des méthodes de coloration indiquées, l'existence d'éléments tout à fait semblables décrits par beaucoup d'auteurs sur le trajet des fibres amyéliniques du derme, où les cellules fixes ont constamment cette forme, leur localisation, etc. me rendent presque certain de cette interprétation. Quelle chose extraordinaire serait-ce, qu'entre les cellules d'un épithélium il existe des éléments conjonctifs, quand dans le même épithélium il peut y avoir aussi des vaisseaux sanguins?

Terminaisons hédériformes (paniers intra-épithéliaux de Dogiel)

Les fibres nerveuses et la partie terminale de cette expansion, en forme de ménisques embrassant des cellules spéciales, furent découvertes par MERKEL, en 1875. En 1880, RANVIER en fit une étude plus ample et plus minutieuse : tenant compte de la figure d'ensemble des fibres nerveuses, des ménisques tactiles et des cellules sensorielles, il proposa de lui donner le nom de *terminaisons hédériformes*, à cause de sa ressemblance assez exacte avec un rameau de lierre grimpant contre un mur.

Phylogénétiquement, elle représente la forme la plus récente des deux expansions nerveuses de l'épiderme des Vertébrés, parce que nous ne la trouvons que chez les Mammifères.

Ménisques tactiles.

La description classique de MERKEL et de RANVIER, relative au mode d'expansion des fibres nerveuses dans cette forme paraissait une des parties les plus solidement établies dans l'étude du système nerveux périphérique. Ainsi la disposition des ménisques tactiles par rapport aux cellules sensorielles avait été considérée comme la forme simple d'une disposition plus compliquée qui se retrouverait dans les corpuscules de Grandry et dans ceux de Meissner. Mais ce château de cartes a lui-même dû tomber devant une analyse plus précise. Récemment DOGIEL (2), appliquant à l'étude des nerfs intra-épidermiques sa méthode au bleu de méthylène, a démontré nettement combien fausses et incomplètes étaient les images qu'on avait des ménisques tactiles avec la méthode au chlorure d'or et la réaction chromo-argentique. Nous nous en tiendrons donc à la description de DOGIEL.

Les expansions hédériformes se trouvent dans les crêtes épithéliales de la couche de Malpighi, au voisinage immédiat des canaux excréteurs des glandes sudoripares. Les fibres nerveuses myéliniques qui les fournissent proviennent du plexus superficiel du derme. Une fibre nerveuse, arrivée à proximité de l'épithélium, perd sa gaine de myéline et se divise en un nombre plus ou moins grand de rameaux qui, traversant par un chemin tortueux la couche génératrice, se répandent entre les cellules épineuses. Nous avons ici à étudier : *a*) l'expansion nerveuse ; *b*) les cellules sensorielles.

Paniers intraépithéliaux de Dogiel.

a) *Expansion nerveuse.* — Elle n'est pas faite comme un disque d'une seule pièce, concave d'un côté en forme de ménisque (ménisque tactile), comme l'avait décrite Merkel, Ranvier et beaucoup d'autres, et comme l'analyse ordinaire nous le montre tous les jours. Mais elle est composée d'un entrelacement particulier de fibrilles nerveuses, grêles et variqueuses. Quand une des ramifications amyéliniques est arrivée au contact des cellules épineuses, elle donne lieu à l'expansion

Fig. 39. — Petits paniers intraépithéliaux de Diogiel, vus de profil.
D'après Dogiel.

proprement dite. Pour former celle-ci, elle se divise en un certain nombre de ramuscules très fins et variqueux, qui s'entrelacent étroitement entre eux et s'envoient réciproquement des anastomoses. Les filaments d'un tel entrelacs sont séparés par une substance interfibrillaire. Nous ne sommes donc pas en présence d'un disque concave, mais bien d'un nid ou panier qui, vu de profil, présente une convexité tournée vers la surface profonde de l'épithélium et une concavité tournée vers la surface libre. Obligé d'abandonner la dénomination inexacte de ménisques tactiles, due à Merkel, nous proposons de lui substituer celle, très exacte, de *paniers intraépithéliaux de Dogiel.* Les paniers sont réunis par des ramifications plus ou mois grosses et longues, qui partent constamment de la périphérie de chacun d'eux. Parfois les paniers, au lieu d'être formés directement par une ramification d'une fibre nerveuse, tirent origine d'une ramification d'autres paniers. Étant donné aussi qu'il y a continuellement des anastomoses entre les paniers; dans toute l'étendue de l'arborisation d'une fibre nerveuse, il

s'ensuit que la dénomination proposée par RANVIER (terminaisons hédériformes) devient impropre : celle d'*expansions hédériformes* conviendrait mieux.

b) *cellules sensorielles.*— Non pas toujours, mais fréquemment, dans la concavité d'un panier se trouve une cellule d'apparence particulière, à laquelle MERKEL a attribué la valeur d'une cellule nerveuse périphérique (*cellule tactile*). Sa forme est ovale, à grand diamètre parallèle à la surface de l'épithélium ; son protoplasma est finement granuleux, son noyau, gros et réfringent. Cellules tactiles.

Fig. 40. — Petits paniers intraépithéliaux de Dogiel, vus de face.
D'après DOGIEL.

RANVIER, rejetant l'hypothèse de MERKEL, attribue à cette cellule une signification épithéliale ; elle serait différenciée en vertu d'une fonction spéciale en rapport avec celle des paniers intraépithéliaux. Elle aurait donc la valeur d'une véritable cellule sensorielle. N'ayant ni faits, ni arguments à opposer à cette hypothèse, nous l'acceptons pour le moment comme probable, d'autant plus que les résultats de DOGIEL viennent renforcer la manière de voir de RANVIER.

RÉSUMÉ

La manière la plus claire et la plus concise de résumer tout ce que nous avons dit jusqu'ici me paraît être d'exposer en un tableau synoptique les diverses expansions nerveuses qui se trouvent dans chacune des couches de la peau humaine.

EPIDERME (couches d'origine ectodermique)	Couches cornées	Couche des squames cornées ou de desquamation (Renaut).	
		Couche sombre externe.	
		Couche claire moyenne.	
		Couche sombre interne.	
	Couche transparente (Œhl) ou couche cornée basale.		
	Couches de Malpighi.	Couche granuleuse, ou de Langerhans, ou des cellules cylindriques.	
		Couche des cellules épineuses ou polygonales.	F¹ Réseau de Langerhans.
		Couche germinative ou des cellules cylindriques.	F² Expansions hérédiformes (paniers intraépithéliaux de Dogiel).
DERME (couches d'origine mésochymateuse)	Membrane basale ou de soutien (basement membran).		
	Couche papillaire		F³ Corpuscules de Meissner.
			V³ Corpuscules de Dogiel.
			V³ Corpuscules de M. monolobaires.
			F⁴ Touffes papillaires.
			F⁵ Expansions en anses entortillées.
			V⁵ Pelotons libres.
			V⁵ Réseaux périvasculaires.
			V⁷ Corpuscules de Golgi-Mazzoni (Dogiel).
	Couche sous-papillaire		F⁶ Réseau amyélinique sous-papillaire.
			V³ Corpuscules de M. monolobaires.
			V⁸ Terminaisons arboriformes ou arbuscules (Dogiel).
			V⁷ Corpuscules de Golgi-Mazzoni (Dogiel).
	Couche réticulaire		V⁸ Terminaisons arboriformes ou arbuscules (Dogiel).
	Couche, ou pannicule adipeux (ou cellulaire) sous cutané		F⁷ Corpuscules de Pacini.
			V⁷ Corpuscules intermédiaires.
			V⁷ Corpuscules de Golgi-Mazzoni.
			F⁸ Corpuscules ou organes de Ruffini.
			V⁸ Variété rare sans nom.
			V⁸ Terminaisons arboriformes ou arbuscules (Dogiel).

Dans la colonne des expansions nerveuses, j'ai fait précéder la dénomination de chacune d'elles des lettres F et V, signifiant forme et variété. A côté de chacune de ces lettres est placé un chiffre ; dans les formes, ce chiffre indique leur ordre numérique : dans les variétés, le numéro de la forme à laquelle chacune d'elle appartient est chaque fois répété, et sert à indiquer ou à faire retrouver la forme elle-même, surtout lorsque celle-ci est située dans une couche différente. Dans la variété : *terminaisons arboriformes*, ou *arbuscules*, j'ai conservé la dénomination donnée par Dogiel, parce que, comme je l'ai expliqué au chapitre correspondant, je ne suis pas certain qu'il s'agisse d'une variété vraie des corpuscules de Ruffini. Il se peut donc que les recherches futures apportent une modification sur ce point. Si l'affirmation de Dogiel est confirmée, nous n'aurons qu'à changer le mot « terminaison » contre celui plus exact « d'expansion». A côté des diverses variétés, et entre parenthèses, j'ai mis le nom de Dogiel, parce que, relativement à leur topographie, il est le seul, parmi les autres observateurs qui se sont occupés récemment de la question, qui ait placé ces variétés dans la couche indiquée.

Considérations physiologiques.

Le morphologiste, se fondant sur l'étude de la topographie et sur les caractères comparatifs, peut dire si une expansion nerveuse est motrice, sensitive, vasomotrice (ou mieux, vasale). Mais son jugement, dans des cas déterminés, peut être relatif, spécialement lorsque manquent les faits ou les argument tirés de l'observation physiologique, de l'expérimentation ou de l'anatomie pathologique. Quand d'ailleurs le morphologiste, quittant le domaine des généralités pour aborder les cas particuliers, se met à proposer ou discuter, pour telle expansion nerveuse ou telle autre, l'attribution de telle sensation ou d'une autre, et prétend déterminer jusqu'aux modalités fonctionnelles, il construit alors tout simplement un château de cartes. Et, des châteaux de cartes, on en a construit, et on en construit encore trop, particulièrement en matière de système nerveux.

Cela, non seulement n'est pas avantageux pour la morphologie, mais forme un puissant obstacle à son libre progrès. Celui qui formule cette critique n'est pas sans péché ; mais à sa décharge, il peut apporter l'excuse de s'être toujours attaché plus aux faits qu'à leur explication, et, quand il lui arriva de se mettre en faute, d'avoir ensuite reconnu le mal accompli et de s'en être repenti.

Il est vrai que, d'autre part, les physiologistes ont montré un désintéressement vraiment singulier et inexplicable devant les progrès considérables de l'analyse morphologique. Cela peut servir dans une certaine mesure à justifier l'invasion du domaine physiologique par les morphologistes, mais ne justifie pas du tout l'inaction des physiologistes. Et je serais heureux que ma critique ironique servît à piquer l'amour-propre des adeptes de la science des fonctions, pour qu'ils emploient leur activité à défricher le champ fécond du système nerveux périphérique.

Passons maintenant à quelques considérations sur les fonctions des expansions nerveuses de la peau humaine.

Abstraction faite des *expansions en anses entortillées*, — sur la véritable attribution fonctionnelle desquelles il reste toujours, comme nous le verrons, quelque doute, — du *réseau amyélinique sous-papillaire* et des *réticules périvasculaires*, qui paraissent être de véritables nerfs vasaux, toutes les autres expansions nerveuses de la peau sont

sans aucun doute de nature sensitive. A part cela, quelles données peut avoir le morphologiste pour assigner à chaque forme, et si possible aussi à chaque variété, sa propre fonction spécifique? Nous supposons, par exemple, ou nous avons supposé, que les expansions intra-épidermiques, les corpuscules de Meissner, ceux de Ruffini et ceux de Pacini classiques servent à la fonction du tact, attribuant aux premières les très délicates sensations tactiles superficielles ; aux seconds, les mêmes sensations un peu plus profondes ; aux troisièmes, celles d'intensité moyenne ; aux derniers enfin, les sensations très profondes. Mais quels arguments avons-nous pu apporter pour justifier cette hypothèse, à l'exception de leur topographie? Et celle-là seule est-elle suffisante pour motiver un jugement? Je ne le crois pas.

J'ai dit qu'il subsiste encore un doute sur la nature des expansions en anses entortillées et du réseau amyélinique sous-papillaire. J'ai attribué à ces deux formes la fonction de nerfs vasaux. Sfameni d'abord, Crevatin et Dogiel ensuite, ont apporté des faits et des arguments de grande valeur contre mon hypothèse et considèrent les expansions en question comme sensitive.

En ce qui concerne les expansions en anses entortillées, cette hypothèse me semble trop unilatérale, comme l'était d'ailleurs celle que j'avais émise. La considération d'un fait pourra servir à mettre les idées dans leur juste équilibre. Les papilles des poils, qui génétiquement, morphologiquement et fonctionnellement sont homologues de celles du derme, possèdent des nerfs qui ressemblent absolument aux anses entortillées S'il était vrai que les anses en question n'aient qu'une seule fonction, sensitive, comment expliquer leur présence dans un organe aussi profondément situé? Il faudrait admettre qu'elles servent aussi à la sensibilité du poil, les abondants nerfs propres que celui-ci possède ne suffisant pas pour cette fonction. Par conséquent, plus adéquate aux faits morphologiques me paraît être une hypothèse qui attribuerait à cette expansion une double fonction : sensitive et vasale.

Il nous semble que nous ne pouvons rien dire de plus, relativement à la fonction des nombreuses expansions nerveuses de la peau. Notre prudence est aussi justifiée par ce fait qu'il reste beaucoup de choses à élucider : le dernier mot sur le sujet qui nous occupe est loin d'avoir été dit.

DEUXIÈME PARTIE

PEAU DE QUELQUES MAMMIFÈRES

CHAPITRE PREMIER

EXPANSIONS NERVEUSES DANS LE DERME

Nous devons aux diligentes recherches de P. Sfameni (40), tout ce que l'on sait aujourd'hui de plus exact concernant la disposition systématique des expansions nerveuses dans la peau de quelques Mammifères. Ce chercheur soigneux a porté son attention sur la peau du Singe (1), du Chat et du Chien. Nous ne devons que rapporter ses résultats, car personne autre, après Sfameni, ne s'est occupé de contrôler son œuvre ou d'étendre les observations à d'autres Mammifères. Recherches de Sfameni.

Nous suivrons le même ordre que nous suivîmes pour l'Homme, et nous nous en tiendrons, pour les couches de la peau, à ce qu'en a rapporté Sfameni. Lui-même n'ayant pu étudier les expansions épidermiques, il est naturel que, pour cette partie, nous rapportions les observations des autres chercheurs.

§ 1er. — Couche ou panipule adipeux sous-cutané

SINGE

Dans le pannicule adipeux du Singe, se trouvent seulement deux formes d'expansion nerveuse : 1° les corpuscules de Pacini ; 2° les corpuscules de Ruffini.

(1) L'espèce des Singes qu'a étudiés Sfameni n'a pu être déterminée. (A. R.)

Corpuscules de Pacini. — Ces corpuscules ont une forme variée, et ceux qui correspondent au type classique que nous avons déjà étudié chez l'Homme sont rares. Les formes qu'on rencontre le plus fréquemment sont arrondies, semblables à celles que nous avons dit, chez l'Homme, ressembler à un tournesol. Leur grandeur varie aussi beaucoup ; à côté de corpuscules très grands, on en trouve de très petits. Leur taille, d'ailleurs, dépend presque exclusivement du nombre des lamelles capsulaires, car la massue interne ne montre que des variations légères. Ils sont très nombreux. Nous ne savons pas s'il arrive, comme chez l'Homme, que les gros corpuscules soient situés de préférence dans la partie la plus profonde de cette couche, et les petits, dans la partie la plus superficielle ; mais il est permis de le supposer.

Prédominance des formes en tournesol.

Dans ces corpuscules, nous devons distinguer l'enveloppe capsulaire, la massue interne, la fibre nerveuse centrale. L'appareil de Timoféew et les vaisseaux sanguins n'ayant pas été mis en lumière par Sfameni, nous ne pouvons en parler.

En ce qui concerne la structure de l'*enveloppe capsulaire*, il n'y a rien à changer à ce que nous avons dit à propos de l'Homme.

La forme de la *massue interne* répète exactement la forme externe du corpuscule. Dans la plupart des cas, la massue est unique ; mais parfois, dans le même corpuscule, on en peut trouver deux et même trois.

Manières diverses dont se comportent les fibres nerveuses.

Les fibres nerveuses qui s'épanchent dans ces corpuscules se comportent de la même façon que celles qui vont former les corpuscules de Ruffini. Dans la plupart des cas, une fibre se divise en plusieurs rameaux secondaires, qui vont former un nombre variable de corpuscules. Plus rarement la fibre nerveuse reste indivise, mais le long de son trajet, elle traverse successivement plusieurs corpuscules. Dans un exemplaire unique du premier cas, Sfameni observa ce fait intéressant : une fibre nerveuse se divisait en un grand nombre de rameaux secondaires, dont quelques-uns formaient des corpuscules de Pacini, et les autres, des corpuscules de Ruffini. Dans un exemplaire du second cas, il vit qu'une fibre nerveuse traversait deux corpuscules (corpuscules intercalaires) pour se terminer dans un troisième. Chez l'Homme, il put observer trois corpuscules intercalaires et un corpuscule terminal. On peut affirmer que jamais deux fibres nerveuses principales, provenant isolément d'un tronc nerveux, ne vont former l'expansion centrale d'un même corpuscule de Pacini. Quand la massue centrale est unique, ordinairement une seule fibre nerveuse

pénètre dans le corpuscule ; tandis que, lorsqu'il y a deux ou trois massues, les fibres peuvent être aussi nombreuses que ces dernières, ou bien on n'en voit qu'une ; celle-ci, immédiatement avant de rejoindre les massues auxquelles elle doit se distribuer, se divise en autant de rameaux amyéliniques. Quand une seule fibre nerveuse se dirige vers un corpuscule, elle peut y pénétrer par un point quelconque de sa périphérie, s'il est rond, ou bien par un de ses pôles, s'il est ovale. Quand au contraire un corpuscule est abordé par plusieurs fibres, elles peuvent pénétrer par un ou plusieurs points de sa périphérie, s'il est rond, ou bien par un seul ou les deux pôles, s'il est ovale.

La configuration de l'*expansion nerveuse centrale* ou *axiale* se modèle sur celle du corpuscule. Ainsi, si celui-ci a une forme ovale très allongée, avec une massue interne cylindrique, la fibre amyélinique se dispose en bâtonnets dans le centre de la massue, ou bien envoie un grand nombre de rameaux collatéraux qui, s'enroulant de diverses façons, forment un entrelacs cylindraxile allongé, cylindrique. Si, au contraire, le corpuscule est de forme légèrement ellipsoïde, ou rond, l'entrelacs du cylindraxe se dispose le plus souvent en peloton.

Corpuscules de Ruffini. — Quoique ces corpuscules, dans la majeure partie des cas, aient chez le Singe une forme cylindrique et parfois ressemblent à ceux de l'Homme, ils peuvent toutefois, eux aussi, être sujets à une certaine variabilité qui se reflète sur leur grandeur. Leur nombre est considérable tant dans la pulpe des doigts que dans la paume de la main et la plante du pied. Ils sont, comme ceux de l'Homme, situés dans les travées conjonctives qui séparent l'un de l'autre les îlots adipeux : fait auquel Sfameni attribue une grande valeur pour expliquer la manière dont ces corpuscules fonctionnent.

Les éléments constitutifs de ces corpules sont : la capsule, le tissu de soutien, l'expansion nerveuse et les vaisseaux sanguins.

La *capsule*, continuation directe de la gaine de Henle, est toujours présente et bien démontrable, que la fibre pénètre dans le corpuscule soit par côté, soit par une des deux extrémités. Dans le premier cas, la capsule affecte la forme d'un manchon, puisque l'organe nerveux reste ouvert aux deux extrémités. Dans le second cas, le manchon est clos à l'extrémité où pénètre la fibre nerveuse.

Le *tissu de soutien* est, comme chez l'Homme, fait de tissu conjonctif fibrillaire et de fibres élastiques. Ces dernières, d'ailleurs, sont clairsemées, ou manquent tout à fait. De là résulte que beaucoup de

corpuscules ne présentent pas, à leur deux extrémités, les touffes caractéristiques de fibres élastiques qui s'observent chez l'Homme.

Outre le tissu conjonctif et les fibres élastiques, SFAMENI admet, comme constituant le tissu de soutien, la substance granuleuse, les noyaux de l'expansion cylindraxile et les noyaux fondamentaux.

La substance granuleuse a tous les caractères de celle qui forme la massue interne des corpuscules de Pacini, de celle qui se trouve dans les plaques motrices, dans les massues de Krause, dans les corpuscules de Grandry et dans les corpuscules de Meissner.

Diverses sortes de noyaux dans le fuseau de soutien.

Les noyaux de l'expansion cylindraxile se reconnaîtraient par le fait qu'ils se trouvent le long des ramifications du cylindraxe ou à leurs extrémités, par lesquelles ils seraient ou complètement entourés, ou enchatonnés comme la pierre d'une bague. Ce sont des noyaux de forme variable, mais généralement ovalaire ou arrondie. Je les ai le premier observés dans mes corpuscules, chez une fillette de onze ans; mais SFAMENI les identifie aux *noyaux de l'arborisation* de Ranvier, bien connus.

Les noyaux fondamentaux sont bien différents des précédents. Ils se présentent sous forme de corps très gros, d'aspect vésiculeux et discrètement granuleux. SFAMENI les a ainsi appelés parce qu'il les trouve analogues aux noyaux qu'on rencontre dans les plaques motrices, et auxquels RANVIER a précisément donné le nom de fondamentaux. A ces noyaux fondamentaux, SFAMENI attribue une très haute valeur morphologique et fonctionnelle; il les considère comme les véritables éléments terminaux de l'organe nerveux, destinés à recevoir les impressions du monde extérieur, pour les transmettre au cylindraxe de l'expansion nerveuse.

Origine et nature du tissu de soutien.

Relativement à l'origine du tissu de soutien, SFAMENI s'exprime ainsi : « Dans des préparations bien réussies et colorées avec le carmin, il est facile de voir en outre que, non seulement la couche la plus externe du tissu de soutien, mais encore toutes les couches sous-jacentes revêtent une très grande analogie avec la gaine de Henle. C'est pourquoi je ne suis pas éloigné de croire que le tissu de soutien est en partie formé par une multiplication de la gaine de Henle. »

Les interprétations variées et fréquemment contradictoires que SFAMENI s'efforce de donner de la structure et de la nature des éléments singuliers qui se trouvent dans le tissu de soutien des corpuscules de Ruffini reflètent clairement l'état des notions inexactes qu'on avait à cette époque sur ce sujet. Depuis mes propres observations sur la nature et sur la provenance du tissu de soutien des diverses expan-

sions nerveuses closes, ce chapitre de la morphologie s'est complètement transformé et a été tiré hors du domaine des hypothèses fantaisistes. Ainsi que nous l'avons déjà plusieurs fois expliqué dans la première partie du présent travail, la fameuse substance granuleuse de soutien n'est autre chose que la continuation directe de la *gaine subsidiaire ;* comme celle-ci, elle est faite de tissu conjonctif fibrillaire et de noyaux plus ou moins abondants, qui ne sont autres que les noyaux des cellules conjonctives. Mais nous avons dit que Sfameni, comme beaucoup d'autres, distingue deux espèces de noyaux : noyaux de l'expansion du cylindraxe et noyaux fondamentaux. Évidemment ces derniers appartiennent aux cellules propres du tissu conjonctif, tandis que les autres, intercalés le long des filaments cylindraxiles, peuvent s'interpréter comme des éléments liés au développement embryologique de l'expansion nerveuse, à moins qu'on ne doive les considérer comme appartenant aussi aux cellules conjonctives, et que leurs rapports avec les fibres amyéliniques soient fictifs et non réels.

Fibres nerveuses et leur expansion.

Les *fibres nerveuses* ont la même disposition que celles des corpuscules de Pacini ; une seule fibre nerveuse, se divisant en de nombreux rameaux secondaires, peut former un nombre très grand de corpuscules. La fibre ou les fibres nerveuses pénètrent dans le corpuscule soit par côté, soit par une des extrémités. Il est rare que, dans le même corpuscule, les fibres nerveuses entrent simultanément par côté et par une extrémité, et plus rare encore qu'elles pénètrent par les deux pôles.

Un peu avant ou immédiatement après sa pénétration dans le tissu de soutien, la fibre nerveuse subit l'étranglement préterminal, au delà duquel la fibre amyélinique, se divisant et se subdivisant en un grand nombre de rameaux courts et tortueux, donne lieu à l'*expansion nerveuse*. Sa texture est tout à fait semblable à celle que nous avons déjà vue à propos de l'Homme. Les ramifications cylindraxiles, courtes et flexueuses, s'entrelacent sans ordre et s'anastomosent à intervalles courts, formant dans le tissu de soutien un véritable réticulum diffus. Les filaments de ce réticulum présentent, à intervalles rapprochés, des varicosités de dimensions et de configuration très diverses ; les plus volumineuses s'observent aux points nodaux. Cette expansion nerveuse n'est pas un réticulum simplement étalé sur le tissu de soutien ; elle constitue vraiment un corps à trois dimensions, de forme sphéroïdale, cylindroïde ou fusiforme, selon la forme du corpuscule lui-même. L'exactitude de cette assertion est aisément démontrée par les coupes transversales de ces organes.

L'expansion nerveuse s'étend sur toute la longueur du fuseau de soutien et ne se limite pas à une partie de celui-ci. Les choses se passent ici comme dans les corpuscules de l'Homme (où, comme nous l'avons dit, l'expansion nerveuse ne dépasse pas les limites du tissu conjonctif de soutien). Les corpuscules de Ruffini du Singe ne renferment que très peu de fibres élastiques, ou même point du tout; l'entrelacs du cylindraxe se diffuse jusqu'aux extrémités de l'organe, puisque jusqu'à ces limites on trouve du tissu conjonctif.

Ramifications cylindraxiles anastomotiques intercorpusculaires

Nous devons diriger toute notre attention sur les faits suivants, relevés par Sfameni : les ramifications cylindraxiles outrepassent parfois les confins du tissu de soutien, formant des appendices plus ou moins longs qui se perdent dans le tissu ambiant. D'autres fois, quelques rameaux appendiculaires vont jusqu'à rejoindre un corpuscule voisin et se fusionnent avec les ramifications cylindraxiles de ce dernier. D'autres fois, enfin, les rameaux appendiculaires d'un corpuscule s'anastomosent avec ceux d'un corpuscule voisin et vont avec ceux-ci se perdre dans le tissu ambiant. Il est à remarquer que ces connexions n'ont lieu qu'entre des organes dérivant des rameaux d'une même fibre nerveuse. A ces faits, simplement énoncés par Sfameni, nous devons attribuer une grande valeur, parce qu'ils coïncident avec d'autres faits semblables que l'analyse moderne met en lumière depuis quelque temps et auxquels est réservé un grand avenir.

Connexions entre les noyaux et les ramifications cylindraxiles.

Sfameni, au contraire, s'est arrêté à concéder une grande valeur fonctionnelle aux connexions, observées par moi, et plus amplement par lui, que les ramifications cylindraxiles contractent avec les noyaux de l'expansion amyélinique. Nous discuterons cette hypothèse au chapitre des considérations physiologiques ; nous nous bornerons, ici, à rappeler que des idées très semblables ont été émises à propos de prétendues relations entre les ramifications cylindraxiles et les noyaux du tissu de soutien dans les corpuscules de Meissner, relations que l'analyse moderne a complètement démenties. Il est donc permis de douter que ces relations soient réelles ; et, quand bien même elles seraient telles, il faudrait supposer qu'il n'y a pas d'autre interprétation des faits, hormis celle primitivement soutenue par Merkel, à laquelle Sfameni se rallie complètement.

Comme chez l'Homme, les vaisseaux sanguins accompagnent toujours la fibre nerveuse jusqu'au corpuscule ; ils forment un réseau plus ou moins riche, étroitement adossé à la surface du tissu de soutien, sans qu'aucun ramuscule pénètre à l'intérieur de l'organe nerveux.

CHAT

Dans le pannicule adipeux sous-cutané du Chat, on trouve aussi deux formes d'expansion nerveuse : 1° les corpuscules de Pacini, 2° les corpuscules de Ruffini.

Corpuscules de Pacini. — Ils sont de forme ovale, et nombreux tant dans la pulpe des doigts que dans la plante des pieds.

Il serait superflu de prendre une connaissance détaillée de leurs diverses parties constituantes, parce qu'elles sont, en nombre et en texture, semblables à celles du Singe. Il convient seulement de dire quelque chose de l'expansion nerveuse.

La fibre nerveuse pénètre dans le corpuscule par un des deux pôles, subit l'étranglement préterminal, traverse toute la longueur de la massue interne et se termine d'habitude par une ou deux varicosités en forme de petits boutons. Dans quelques exemplaires, pas très rares, la fibre amyélinique, dans toute sa longueur, envoie des ramifications collatérales plus ou moins longues, qui, par un trajet direct ou tortueux, se dirigent vers l'extrémité de la massue centrale où elles se terminent par les renflements bien connus.

Corpuscules de Ruffini. — Chez le Chat, les corpuscules de Ruffini ont généralement une forme allongée ; mais leurs variations de forme sont nombreuses et on en voit souvent qui sont ovales ou arrondis. Ils sont très nombreux, aussi bien dans la pulpe des doigts que dans la plante des pieds, et ont le même siège que chez le Singe.

La structure de ces corpuscules chez le Chat est tout à fait semblable à celle de ces mêmes corpuscules chez le Singe.

Il n'y a lieu de rapporter que ce fait spécial : à savoir qu'une même fibre nerveuse avec ses divisions successives peut former un nombre très grand de corpuscules. Sfameni a pu observer jusqu'à vingt corpuscules, tous sous la dépendance d'une seule fibre nerveuse.

CHIEN

Comme dans la peau du Singe et du Chat, on observe aussi dans celle du Chien les deux formes déjà notées d'expansion nerveuse : 1° les corpuscules de Pacini ; 2° les corpuscules de Ruffini.

Rareté des corpuscules de Pacini chez le chien.

Corpuscules de Pacini. — Il est remarquable que, chez ce Mammifère, *il n'existe point du tout de corpuscules de Pacini dans la pulpe des doigts, et qu'il en existe très peu dans la plante des pieds* tant dans les membres de la ceinture scapulaire que dans ceux de la ceinture pelvienne. Les rares corpuscules de Pacini rencontrés dans la plante des pieds du chien ne présentent rien de spécial ; leur forme est ovale ; leur fibre amyélinique parcourt comme un bâtonnet l'axe de la massue interne et se termine à son sommet par un renflement unique. Une seule fois, Sfameni put voir un corpuscule qui possédait deux massues internes ; une fibre nerveuse unique, se divisant après l'étranglement préterminal, pourvoyait à l'innervation des deux massues.

Corpuscules de Ruffini. — Ceux-ci sont très nombreux, comme si leur nombre suppléait à l'absence ou à la rareté des corpuscules de Pacini. Ils peuvent être de forme cylindrique, ovale ou arrondie.

Leur structure est en tout semblable à celle des autres Mammifères. Une fibre nerveuse peut donner jusqu'à sept ou huit corpuscules, rarement plus.

§ 2. — Couche réticulaire

Dans cette couche, Sfameni n'a jamais observé d'expansions nerveuses d'aucune sorte chez le Singe, le Chat et le Chien.

§ 3. — Couche sous-papillaire

Chez les trois Mammifères étudiés par lui, Sfameni a observé, dans la couche sous-papillaire, la présence d'un vaste réseau de fibres amyéliniques absolument semblable à celui que j'ai décrit chez l'Homme et que j'ai appelé réseau amyélinique sous-papillaire.

Réseau amyélinique sous-papillaire. — Il dérive en grande partie de fibres nerveuses myéliniques du plexus nerveux cutané superficiel ; celles-ci, s'étant réduites à l'état de fibres amyéliniques, se divisent en rameaux grêles et variqueux qui s'entrelacent et s'anastomosent de façon variée en formant un plexus réticu-

laire. Ce plexus est placé au même niveau que le réseau vasculaire superficiel.

Du réseau sous-papillaire émanent des fibrilles ou faisceaux de fibrilles très fines (rameaux papillaires) qui se dirigent vers la base des cônes papillaires, pénètrent dans les papilles et s'y répandent de la manière que nous verrons.

Chez ces Mammifères et chez d'autres, comme nous l'avons vu pour l'Homme, ce réseau serait diffus dans tout le territoire cutané Mais des observations manquent encore sur ce sujet.

§ 4. — Couche papillaire

SINGE

La couche papillaire du Singe est richement pourvue d'expansions nerveuses ; comme quantité de formes, il y a similitude avec ce que nous avons observé chez l'Homme, avec cette différence que les variétés, dont est abondamment pourvue la couche papillaire de l'Homme, manquent chez ces animaux. Nous n'en parlons, d'ailleurs, que d'après les observations de Sfameni, que seules nous possédons.

Dans la couche papillaire du Singe, Sfameni a donc retrouvé trois formes d'expansion nerveuse : 1° les corpuscules de Meissner ; 2° les floccules papillaires ; 3° les expansions des fibres nerveuses libres des papilles.

Corpuscules de Meissner. — Sfameni en donne une description sommaire, s'arrêtant davantage sur la discussion de quelques hypothèses que sur la morphologie réelle de ces corpuscules. Il n'a tenu aucun compte des observations récentes dont les résultats ont été longuement rapportés par nous à propos de l'Homme. Nous sommes donc obligé de rapporter seulement les quelques mots de Sfameni :

« Je ne m'arrête pas, écrit Sfameni, à décrire ces corpuscules minutieusement, car ils ne présentent pas de grandes différences avec ceux de l'Homme. La différence la plus apparente réside dans la grandeur ; dans les papilles du Singe, ils sont plus petits que ceux qu'on trouve dans les papilles de l'Homme et ils ont en outre une structure un peu moins complexe. A l'intérieur des corpuscules de Meissner et Wagner, outre l'expansion nerveuse cylindraxile, se

trouve une substance granuleuse dans laquelle elle se répand. Cette substance granuleuse est parfaitement semblable à celle qu'on trouve dans les massues de Krause, dans les corpuscules de Pacini, etc. »

Ensuite Sfameni expose une série de considérations ; nous en examinerons ici brièvement quelques-unes, et, pour les autres, nous renverrons au chapitre des considérations physiologiques.

Corpuscules de Grandry et corpuscules de Messner.

Nous avons, ce nous semble, suffisamment démontré que l'analyse moderne minutieuse a établi la fausseté de la ressemblance anciennement supposée entre les corpuscules de Grandry et ceux de Meissner. Outre les raisons déjà données, nous pouvons alléguer d'autres considérations, de nature objective, qui peuvent valoir mieux que d'autres. La solution du problème repose sur deux points essentiels : connaître la manière dont se comporte la fibre nerveuse dans le tissu de soutien qui, dans les corpuscules de Grandry, est représenté par les cellules tactiles caractéristiques, et, dans les corpuscules de Meissner, par la massue interne avec ses noyaux. Et que répond l'analyse moderne à cette double question ?

Dogiel et Willanen (10), il n'y a pas longtemps, ont démontré les connexions intimes et directes qui existent entre les nombreuses fibrilles nerveuses dont est composé le « disque tactile » et le protoplasma fibrillaire des cellules tactiles dans les corpuscules de Grandry. Au contraire Dogiel, dans deux travaux (8), moi-même (32) et Crevatin (6), nous avons unanimement constaté, et par diverses méthodes, qu'il n'existe jamais aucune relation de contiguité (ou s'il en existe, elles sont purement accidentelles et résultent nécessairement du voisinage réciproque des parties) ou de continuité entre les ramifications cylindraxiles et les noyaux caractéristiques de la massue interne dans les corpuscules de Meissner. Dans ces corpuscules, l'expansion nerveuse constitue un tout continu ; elle n'est jamais interrompue par l'interposition d'éléments cellulaires ou de noyaux ; elle a une disposition essentiellement différente de celle des corpuscules de Grandry.

Relativement à la nature et à l'origine des cellules tactiles des corpuscules de Grandry, nous ne savons rien, car les recherches faites à ce propos par Kallius (14) et par Szymonowicz (42) sont contradictoires : le premier affirme qu'elles sont d'origine épithéliale; le second, quelles sont d'origine mésenchymateuse. Relativement à la substance de soutien des corpuscules de Meissner, mes recherches (36) ont mis en évidence qu'elle est, sans aucun doute, de nature conjonctive, et qu'elle résulte de la continuation de ma *gaine subsidiaire*.

Fibre nerveuse et son expansion.

Les noyaux plus ou moins nombreux qui se trouvent dans son intérieur ne sont donc autres que les noyaux des cellules propres du tissu conjonctif.

Nous pouvons donc tranquillement affirmer que les observations des histologistes anciens étaient complètement erronées ; les hypothèses soutenues par eux et par quelques histologistes modernes doivent être désormais considérées comme faisant partie de notre patrimoine historique. Sfameni affirme, — et cela est en petite partie vrai — que les méthodes modernes (chlorure d'or et bleu de méthylène), excellentes pour montrer l'élément nerveux, sont inaptes à la démonstration des éléments cellulaires (je dirais peu aptes, ayant expliqué ailleurs qu'on peut obvier à cet inconvénient par une coloration au carmin). Nous ne pouvons tout de même pas donner à une méthode non spécifique la préférence sur une méthode spécifique, puisque c'est à la spécificité de la méthode que nous devons tout ce que nous connaissons du sytème nerveux périphérique. N'est-il pas superflu de demander ce que nous savions du système nerveux périphérique il y a vingt ans, comparativement à ce que nous savons aujourd'hui ? Et un tel progrès, nous ne le devons certes pas aux méthodes des anciens histologistes !

Mais une question vraiment intéressante reste à résoudre : pourquoi les éléments cellulaires, qui se manifestent à nous spécialement par leurs noyaux, sont-ils si abondants dans le tissu conjonctif de soutien des divers organes nerveux ?

J'ai fréquemment agité cette question, mais l'attention des observateurs n'a peut-être pas été attirée sur elle assez directement, ou impérativement. J'ai aussi observé, sans en faire l'objet d'une étude spéciale, que ces cellules ou ces noyaux sont plus abondants à l'époque du développement que chez l'adulte ; et cela, tant dans les plaques motrices que dans les organes des sens. C'est précisément à cette époque que nous pouvons observer ces noyaux intercalés sur le trajet des ramifications cylindraxiles. Dans les plaques motrices, par exemple de l'Homme et du Chat, ce fait est très évident, tandis que chez l'adulte, on n'arrive jamais à observer un rapport semblable. A mon avis, c'est donc seulement à l'étude du développement embryologique des expansions nerveuses périphériques qu'est réservée la solution du problème ; on l'agiterait encore inutilement en s'appliquant seulement à étudier les mêmes expansions chez l'adulte.

Floccules papillaires. — Les fibres nerveuses qui forment les

floccules papillaires, chez le Singe, peuvent provenir de trois sources : du plexus nerveux superficiel de la peau, des ramifications secondaires d'une fibre nerveuse destinée à un corpuscule de Meissner, des rameaux papillaires du réseau amyélinique sous-papillaire.

Relativement à leur texture, à leur forme, à leur grandeur et à leur position les floccules papillaires du Singe sont tout à fait semblables à ceux de l'Homme.

Fibres nerveuses libres des papilles. — Chez le Singe comme chez l'Homme, les papilles ne contenant pas de corpuscules de Meissner sont pourvues d'expansions nerveuses caractéristiques qui n'ont pas d'enveloppe spéciale, ni de tissu de soutien.

Les fibres nerveuses qui les fournissent dérivent : 1° ou du plexus superficiel de la peau (et dans ce cas, elles sont myéliniques) ; 2° ou du réseau amyélinique sous-papillaire (elles sont alors amyéliniques). Dans les deux cas, en donnant l'expansion nerveuse, elles se comportent à peu près de la même façon : c'est-à-dire qu'elles forment, comme chez l'Homme, les expansions en anses entortillées,

Expansions en anses entortillées. — Une ou plusieurs fibres myéliniques, provenant du plexus nerveux superficiel, se dirigent vers la base d'une papille ; un peu avant de l'avoir rejointe ou bien de suite après, elles perdent leur myéline (étranglement préterminal).

La fibre amyélinique se porte, par un trajet plus ou moins tortueux vers le sommet de la papille ; arrivée là elle décrit une anse, le plus souvent au-dessus de l'anse vasculaire, ou bien au niveau même, ou encore au-dessous de celle-ci. Du segment de fibre amyélinique qui chemine entre la base et le sommet de la papille, se détachent des rameaux plus ou moins nombreux, décurrents en sens divers, mais le plus souvent de bas en haut ou transversalement, et s'anastomosant entre eux. Tous ces rameaux secondaires s'enroulent eux aussi tortueusement autour de l'axe vasculaire ; puis en même temps que le rameau de l'anse apicale, continuent leur chemin en sens opposé, c'est-à-dire du sommet vers la base de la papille. Dans cette deuxième partie du trajet, les ramifications cylindraxiles s'anastomosent plus ou moins fréquemment entre elles.

Sfameni met en relief les anastomoses plutôt que l'enroulement des anses nerveuses autour de l'anse vasculaire ; et, pour cette raison, il donne à cette expansion le nom de *réticelle nerveux amyélinique intra-papillaire*, tout en l'identifiant, chose naturelle, avec l'expansion en anses entortillées de l'Homme. Mais il me semble que la formation

des anses est plus fréquente et plus apparente que la formation réticulaire ; c'est pourquoi je ne trouve pas qu'il soit nécessaire de créer une nouvelle dénomination, alors que celle proposée par moi respecte assez bien la vérité des faits les plus fréquemment observés.

Ici, comme chez l'Homme, l'expansion peut être plus ou moins riche ; cela, suivant la quantité des fibres nerveuses qui pénètrent dans la papille et le nombre des ramifications cylindraxiles. On a l'aspect caractéristique des anses entortillées particulièrement quand une seule fibre pénètre dans la papille et quand ses ramifications sont en petit nombre. Quand il y a plusieurs fibres l'expansion prend dans son ensemble l'aspect d'un buisson réticulaire qui cache l'anse vasculaire. Mais, même dans ce cas, quand on observe attentivement, la formation des anses entortillées ne manque jamais. Quelquefois cependant, cette disposition peut réellement ne pas exister ; c'est uniquement lorsque, comme cela se voit chez l'Homme, les ramifications cylindraxiles s'enroulent en spirale autour de la courbe de l'anse vasculaire. Il arrive, dans ces cas, qu'on est en présence d'une formation semblable à un peloton, sur le sommet de la papille ; il ne faut pas cependant confondre cela avec les *pelotons libres* de Dogiel, qui sont des formations différentes.

Les expansions en anses entortillées, qui peuvent se trouver à diverses hauteurs dans le cône papillaire, sont plus ou moins distantes de l'anse vasculaire : dans quelques points, elles rampent attachées à la paroi du capillaire, dans d'autres points elles courent le long de celui-ci. Mais l'anse vasculaire est constamment enveloppée par l'expansion nerveuse.

Sfameni ne s'est pas du tout occupé de savoir où se dirigent et où se terminent les ramuscules nerveux qui retournent vers la base du cône papillaire ; Dogiel et moi, nous avons au contraire démontré que beaucoup de ces ramuscules vont se perdre dans le réseau amyélinique sous-papillaire. De même Sfameni ne nous a presque rien dit du sort des fibres nerveuses libres papillaires qui tirent leur origine de ce réseau, sauf qu'elles se comportent comme les fibres myéliniques dérivant du plexus superficiel de la peau.

CHAT

Dans la couche papillaire du Chat sont contenues trois formes d'expansion nerveuse : 1° les massues de Krause ; 2° les floccules papillaires ; 3° les expansions des fibres nerveuses libres papillaires.

Absence de corpuscules de Meissner.

La couche papillaire du Chat, en comparaison de celle de l'Homme, est non seulement dépourvue des nombreuses variétés que nous avons déjà étudiées (comme en manquait aussi la couche papillaire du Singe), mais encore elle est complètement dépourvue de corpuscules de Meissner, et cela est très intéressant au point de vue phylogénique. Comme compensation (s'il est permis d'employer cette expression), nous y trouvons les massues de Krause. Nous voyons aussi que les floccules papillaires peuvent exister sans corpuscules de Meissner.

Massues de Krause. — Entrevus par d'autres auteurs, qui n'en ont pas compris la signification, ces corpuscules furent découverts par Krause (16) en 1858. Leur forme est variable; ils peuvent être cylindriques, fusiformes, globuleux et même très irréguliers. Ils sont situés soit dans les papilles, soit immédiatement au-dessous de leur base. On ne les trouve jamais plus profondément. Ceux qui sont dans les papilles, lorsqu'ils sont fusiformes ou cylindriques, ont leur axe normal à celui de la papille, ou légèrement oblique. Ceux qui sont situés au voisinage de la base d'une papille ont leur axe transversalement dirigé, c'est-à-dire parallèle à la surface cutanée, ou couché, ou bien encore, ce qui est plus fréquent, ils ont une direction oblique. On peut aussi voir une massue de Krause, de forme cylindrique, transversalement dirigée dans sa portion initiale, se replier ensuite vers le sommet de la papille, perpendiculairement à la direction de la première portion.

Le plus souvent on ne rencontre qu'une seule massue de Krause par papille; on en trouve rarement deux et il est exceptionnel d'en trouver davantage. Lorsque deux massues sont renfermées dans la même papille, elles peuvent être séparées par un petit intervalle, ou bien au contraire si étroitement adossées que la capsule de l'une se confond sur une certaine étendue avec celle de l'autre; ainsi unies, les deux massues peuvent prendre l'aspect d'un corpuscule unique.

Les massues de Krause comprennent trois parties: 1° la capsule; 2° le tissu de soutien; 3° l'expansion nerveuse.

La capsule consiste en une ou deux (rarement plus) lamelles concentriques, qui, par leur structure et leur origine, sont identiques à celles des corpuscules de Pacini et de leurs variétés.

A propos de la structure du *tissu de soutien*, Sfameni défend l'opinion ancienne et erronée de la substance granuleuse de nature indéterminée et des cellules tactiles élaboratrices des impressions du monde extérieur. Nous fondant sur les faits et sur les raisons déjà plusieurs fois exposés, nous croyons que la substance de soutien des massues de

Krause, comme la massue interne des corpuscules de Pacini, est de nature conjonctive, avec des éléments cellulaires abondants.

Généralement une seule fibre nerveuse pénétre dans une massue de Krause. Quand il y en a deux, ce qui est rare, elles pénètrent par le même point et représentent deux rameaux dérivant d'une même fibre nerveuse. Quand la massue de Krause est de forme allongée, la fibre nerveuse pénètre par un des pôles ; quand son axe est perpendiculaire au plan de la peau, la fibre pénètre par le pôle profond. Un peu avant de rejoindre le tissu de soutien, la fibre nerveuse subit constamment l'étranglement préterminal. Fibre nerveuse et son expansion.

Au delà de l'étranglement préterminal, la fibre nerveuse peut revêtir un triple aspect en formant l'expansion nerveuse.

Quelquefois, dans les massues de Krause de forme cylindrique, l'expansion est formée par un simple bâtonnet parcourant l'axe du corpuscule et se terminant à son extrémité par un renflement, comme dans les corpuscules de Pacini classiques.

D'autres fois, au contraire, dans des massues de la même forme, la fibre myélinique prend l'aspect que nous avons étudié chez l'Homme à propos des corpuscules de Pacini intermédiaires : la fibre se divise en un plus ou moins grand nombre de ramifications de longueur variée, qui s'entrelacent étroitement et se dirigent vers l'extrémité de la massue, où elles se terminent par des renflements en boutons. Dans les massues de Krause de forme globuleuse ou sphéroïdale, l'entrelacs du cylindraxe prend la disposition d'un peloton.

Parmi tous ces modes variés d'expansion, on n'en trouve aucun qui ressemble tout à fait à celui qu'on observe dans les corpuscules de Golgi-Mazzoni.

Très intéressant morphologiquement me paraît être le fait suivant, sur lequel Sfameni appelle l'attention. De l'expansion cylindraxile d'une massue de Krause peut sortir, à travers la capsule, un rameau qui se dirige vers une massue voisine, perfore la capsule de celle-ci et va se fusionner avec ses ramifications amyéliniques. Fibres anastomotiques.

Floccules papillaires. — Les fibres nerveuses qui forment les floccules papillaires du Chat proviennent de deux sources : du plexus cutané superficiel et du réseau amyélinique sous-papillaire.

Les floccules peuvent se trouver en nombre variable dans les papilles ; ordinairement, dans une papille, on n'en trouve qu'un seul, quelquefois on en trouve deux, rarement plus. Tantôt ils sont étroi-

tement adossés au capillaire, tantôt au contraire ils s'en trouvent séparés par une distance notable.

Ils sont, morphologiquement, tout à fait semblables à ceux du Singe et de l'Homme.

Fibres nerveuses libres papillaires. — Soit par leur origine, soit par leur forme et leur structure, elles ressemblent parfaitement à celles du Singe.

Nous devons seulement ajouter ici que dans une même papille peuvent coexister les expansions en anses entortillées et les massues de Krause.

CHIEN

Tandis que les papilles dermiques du Singe et du Chat sont presque identiques à celles de l'Homme, et ne s'en différencient que par une taille un peu plus petite, au contraire, les papilles du Chien sont plus de deux fois plus grandes que celles des Mammifères précédents. De même, tandis que les papilles de l'Homme, du Singe et du Chat ne possèdent qu'une anse vasculaire, laquelle présente assez rarement de courtes anses secondaires diverticulaires, les papilles du Chien sont, au contraire, très richement pourvues de vaisseaux sanguins qui forment un réseau complexe et remplissent la papille de la base au sommet. En ce dernier point, on observe d'ailleurs toujours un ou plusieurs vaisseaux recourbés en anse.

Dans la couche papillaire du Chien, on a observé trois formes d'expansion nerveuse : 1° les massues de Krause ; 2° les expansions nerveuses en arbuscules ; 3° les expansions des fibres nerveuses libres papillaires.

Absence de corpuscules de Meissner.

La couche papillaire du Chien est donc dépourvue de corpuscules de Meissner. Par conséquent, sans aborder la question physiologique et en ne nous plaçant qu'au seul point de vue morphologique, nous pouvons presque affirmer que *la présence de corpuscules de Meissner dans le derme est déjà un signe d'organisation supérieure*. Le doute que nous maintenons dans l'énoncé précédent est justifié parce que nos connaissances relatives aux diverses formes d'expansions nerveuses chez les diverses espèces de Mammifères sont encore trop limitées. D'autre part, le fait que, chez quatre espèces de Mammifères placés en ordre décroissant dans l'arbre zoologique (Homme, Singe, Chat, Chien), le derme des deux premières seules contient des corpuscules de Meissner, ce fait est très significatif.

Massues de Krause. — Ces corpuscules ont des formes variées : ils sont ovales, ronds, cylindriques ou fusiformes. Ils sont très petits. Leur nombre est variable. Dans une papille, on en peut trouver un seul, ou plusieurs ensemble. Ils siègent dans la partie moyenne du cône papillaire et il est rare d'en voir plus haut ou plus bas ; ils sont nichés profondément dans la partie centrale de la papille.

Dans les massues de Krause du Chien, nous devons aussi distinguer : l'enveloppe capsulaire, le tissu de soutien et l'expansion nerveuse.

Relativement à la capsule et au tissu de soutien, nous n'avons rien à ajouter à ce que nous avons dit à propos des massues de Krause du Chat.

Généralement la fibre nerveuse qui va se distribuer à ces massues subit l'étranglement préterminal quand elle se trouve à proximité de celles-ci. Dans des cas rares, on peut cependant voir l'étranglement se faire à une certaine distance de la massue ; alors un bon segment de fibre amyélinique *se trouverait absolument à découvert*, comme le dit Sfameni. Mais actuellement nous ne pouvons plus accepter cette opinion, depuis que nous savons que les fibres sensibles possèdent toujours un fort revêtement de ma gaine subsidiaire.

Entré dans la massue interne par un des pôles du corpuscule, et précisément par celui qui est tourné vers la base de la papille, le cylindraxe s'y ramifie, formant, au milieu de la substance de soutien, un entrelacs plus ou moins complexe, constitué par des filaments variqueux fins et courts qui s'anastomosent de façon répétée. Aux points nodaux de ce réticulum se trouvent les plus grosses varicosités cylindraxiles.

Dans les massues de Krause du Chien, le cylindraxe ne paraît donc jamais rester indivis en forme de bâtonnet ; mais il présente des ramifications répétées, de la manière indiquée précédemment et qui diffère peu de celle qu'on a coutume d'observer dans les corpuscules de Golgi-Mazzoni typiques.

Sfameni, dans la figure 9 de son excellent travail sur les nerfs papillaires, a dessiné nettement, et décrit dans la légende de cette figure (mais non dans le texte) un fait auquel nous devons aujourd'hui attribuer une grande valeur ; nous devons le remettre au jour, parce que nous sommes en mesure actuellement de pouvoir apprécier toute la portée qu'il a dans la morphologie générale des expansions nerveuses sensibles.

Corpuscule de Krause incomplètement encapsulé.

Dans une papille digitale de Chien, on voit que *la fibre nerveuse*

myélinique, revêtue de la gaine de Henle, arrivée à la partie superficielle de la papille, y forme une terminaison nerveuse ; celle-ci, dans sa première partie, revêt les caractères d'une massue de Krause, mais, à son extrémité distale, un rameau se détache de l'expansion cylindraxile, et ce rameau, s'arborisant à son tour, constitue une petite terminaison en buisson (SFAMENI).

Nous sommes donc en présence d'un fait analogue à celui qu'a décrit DOGIEL à propos des corpuscules de Meissner du derme humain. Nous avons vu à ce propos que, dans quelques-uns de ces corpuscules, une portion de l'expansion nerveuse était renfermée dans la capsule et soutenue par la massue interne, tandis que l'autre portion était libre et éparse. Nous avons donné à cette variété particulière le nom du savant histologiste russe. Il nous paraît en être de même pour quelques massues de Krause du Chien : la figure et l'explication de SFAMENI ne font naître aucun doute.

Ces faits si intéressants pour la morphologie générale nous incitent à proposer une classification qui respecte fidèlement l'état de nos connaissances actuelles, et à laquelle nous nous sommes conformé dans ce travail.

Les expansions nerveuses sensibles se distinguent en trois catégories :

Expansions nerveuses *closes libres et mixtes.*

1° *Expansions nerveuses closes* (avec enveloppe capsulaire et tissu de soutien) ;

2° *Expansions nerveuses libres ou ouvertes* (sans enveloppe capsulaire, ni tissu de soutien) ;

3° *Expansions nerveuses mixtes* (avec une partie close, et une autre libre).

Expansions nerveuses en arbuscules. — C'est une nouvelle forme d'expansion nerveuse, que SFAMENI a découverte dans la peau du Chien.

Elle appartient à la catégorie des expansions libres ou ouvertes. Sa grandeur est très variable. Les expansions en arbuscules sont échelonnées, non pas dans toute la hauteur du cône papillaire, mais depuis sa partie moyenne jusqu'au voisinage de sa pointe ; on n'en voit jamais dans la moitié interne de la papille. Elles sont situées très superficiellement, presque jusqu'à toucher la limite du cône papillaire, mais sans y arriver complètement. Dans une papille on peut trouver une

seule de ces expansions, ce qui est le cas le plus fréquent quand elles sont placées vers la pointe de la papille. Parfois il y en a deux dans la même papille, rarement plus. Quand il y en a deux, il n'est pas rare qu'elles soient placées en deux points diamétralement opposés du cône papillaire.

Les fibres nerveuses qui vont former les expansions en arbuscules proviennent de trois sources, qui sont, par ordre de fréquence : le plexus nerveux superficiel ; le réseau amyélinique sous-papillaire ; les rameaux d'une fibre nerveuse destinée à une massue de Krause.

A la diversité de provenance de la fibre nerveuse ne correspond pas une diversité de forme de l'expansion ; aussi n'y a-t-il pas lieu de faire de distinctions en la décrivant.

Si nous suivons une fibre nerveuse myélinique qui se porte dans un cône papillaire pour y former une expansion en arbuscule, nous voyons qu'elle subit l'étranglement préterminal presque toujours au moment même de l'expansion ; mais parfois aussi un segment plus ou moins long du cylindraxe nu s'interpose entre l'étranglement et l'expansion nerveuse. En tout cas la fibre amyélinique commence en un certain point à se diviser de façon répétée, en un nombre plus ou moins grand de rameaux, tantôt lisses, tantôt variqueux, qui s'éloignent l'un de l'autre et se terminent par des extrémités libres diversement renflées. Tandis que, dans son ensemble, cette expansion donne assez bien l'impression d'un arbuste, si nous l'étudions en détail, nous ne trouvons pas une correspondance exacte entre les faits et la ressemblance indiquée. En fait, les ramifications cylindraxiles, au lieu de présenter une série de branchements successifs indépendants, forment un réticulum à mailles plus ou moins étroites, avec des points nodaux nettement variqueux. Mais dans certains cas, les rameaux dendritiques sont beaucoup plus nombreux que les rameaux anastomotiques et alors la forme de l'expansion nerveuse se rapporte d'avantage de celle de la frondaison d'un arbre.

Très remarquables sont les dispositions suivantes, sur lesquelles Sfameni attire notre attention.

On voit fréquemment partir des extrémités des ramifications cylindraxiles d'une de ces expansions, une ou plusieurs fibrilles très fines qui se dirigent vers le sommet de la papille. Arrivées là, et se modelant sur la forme de la pointe de la papille, elles décrivent une courbe au niveau même de la courbe d'une anse vasculaire, ou un peu plus au-dessous, pour descendre de l'autre côté plus ou moins bas, presque jusqu'au niveau même de l'expansion nerveuse d'où les fibrilles

prennent leur origine. Si les expansions en arbuscules sont au nombre de deux dans la même papille, il peut arriver que les fibrilles émanées de l'une et dirigées vers le sommet du cône papillaire se conjuguent avec celles de l'autre dérivées ou des ramifications de l'expansion nerveuse ou de la fibre amyélinique avant qu'elle donne naissance à l'expansion elle-même. Par conséquent ces fibrilles peuvent provenir aussi bien des branches ultimes de l'expansion nerveuse que du segment de fibre amyélinique compris entre l'étranglement préterminal et l'expansion périphérique.

Fibres nerveuses libres papillaires. — Elles proviennent de trois sources : du plexus nerveux superficiel, des rameaux des mêmes fibres qui forment les expansions en arbuscules ; du réseau amyélinique sous-papillaire. Dans les deux premiers cas, ce sont des fibres myéliniques ; dans le dernier, elles sont amyéliniques. Leur mode d'expansion est le même dans tous les cas.

Spameni a appelé : *terminaisons nerveuses embrouillées en peloton*, le mode d'expansion de ces fibres nerveuses. Mais il me paraît nécessaire de conserver la dénomination usitée pour les autres Mammifères, soit pour ne pas engendrer la confusion, soit à cause de l'homologie qui existe entre toutes ces sortes de nerfs, et enfin parce que la différence de forme n'est pas assez profonde pour exiger une dénomination différente.

Les expansions de ces fibres nerveuses libres papillaires ressemblent rarement à la disposition que nous avons vue exister dans la plupart des papilles des trois Mammifères examinés jusqu'ici. Fréquemment au contraire, elles se disposent suivant un mode plutôt rare chez ces Mammifères. En tout cas, et pour les raisons que nous avons indiquées nous les appellerons :

Expansions en anses entortillées. — La fibre nerveuse myélinique destinée à une de ces expansions monte plus ou moins haut dans la papille, toujours revêtue de sa gaine de Henle. A un certain endroit, variable suivant les cas, la gaine de Henle se perd dans le tissu ambiant ou mieux se fusionne avec ce tissu ; la gaine de myéline s'arrête au niveau de l'étranglement préterminal. Le cylindraxe, immédiatement ou après un court trajet, se divise en fibrilles très fines qui, sur un certain parcours, restent toutes réunies en un seul faisceau ou se partagent en plusieurs petits fascicules. Enfin les faisceaux se décomposent et chaque fibre isolée, se disposant de diverses façons, forme

l'expansion. Les fibrilles fines représenteraient, d'après SFAMENI, les fibrilles élémentaires composant le cylindraxe.

Dans quelques figures de SFAMENI, on voit nettement que les fibrilles lisses, réunies sur le sommet de la papille, décrivent des courbes en anse, au même niveau, plus haut ou plus bas que l'anse vasculaire. Elles s'enroulent tortueusement autour de celle-ci et redescendent vers la base de la papille. Dans d'autres cas, qui seraient paraît-il les plus fréquents, les fibrilles donnent, au sommet de la papille, d'abondantes ramifications variqueuses ; celles-ci, adossées à la convexité de l'anse vasculaire, qu'elles recouvrent et cachent en grande partie, forment à la fois des enroulements en spire et des anses donnant à l'expansion l'aspect de broussailles. Dans ces cas, on voit aussi revenir vers la base du cône papillaire des fibrilles très fines. Enfin, dans d'autres cas, la formation d'un peloton plus ou moins intriqué est évidente, au sommet de la papille. Il est à remarquer que parfois le peloton entourant la courbe de l'anse vasculaire est formé non point de quelques fibres isolées, mais de faisceaux de fibres plus ou moins gros, faisceaux qui dérivent des subdivisions d'un cylindraxe très grêle. SFAMENI a vu beaucoup de ces fibrilles nerveuses se terminer par un bouton au sommet de la papille. Mais je crois qu'un très grand nombre d'entre elles, si non toutes, doivent rejoindre la couche sous-papillaire, comme chez l'Homme, et s'y mélanger au réseau amyélinique. Ce point mériterait d'ailleurs, de plus minutieuses observations.

Ces expansions nerveuses sont d'ordinaire reléguées dans la partie la plus élevée de la papille. La même papille contenant des anses entortillées peut aussi renfermer des massues de Krause, de même que chez l'Homme des corpuscules de Meissner, et chez le Chat les mêmes massues de Krause.

*
* *

Tels sont les résultats de l'œuvre de P. SFAMENI, dans les limites de laquelle nous nous sommes proposé de rester, parce que ses recherches sont les seules, nous l'avons déjà dit, qui aient été faites dans un but systématique et topographique. Or, l'étude systématique et topographique des expansions nerveuses dans la peau de l'Homme et de quelques Mammifères formait le but principal de ce travail. Un grand

nombre d'autres observateurs ont travaillé sur les nerfs de la peau des Mammifères ; mais ils se proposaient seulement d'étudier la structure de telle ou telle autre forme ou variété, laissant de côté le but spécial que nous poursuivons.

Dans cet ordre d'idées, nous avons aussi un travail de F. Crevatin que nous voulons résumer partiellement et brièvement ici, parce qu'il contient des faits intéressants pour nous.

F. Crevatin s'est occupé de la structure des corpuscules de Pacini et de leur variété, les corpuscules de Golgi-Mazzoni, du tissu conjonctif sous-cutané du Singe (*Cynocéphale*), du Chat, de la Taupe et du Rat (*Mus decumanus*). Nous ne relèverons que ce qui regarde le Singe et le Chat, parce que nous nous sommes occupé de ces Mammifères.

Relativement aux corpuscules de Pacini du Singe, il me semble que les observations de Crevatin n'ajoutent rien à ce qu'a observé Sfameni ; il ne spécifie pas si chez cet animal il a observé, ou non, les corpuscules de Golgi-Mazzoni. Chez le Chat, au contraire, Crevatin a constaté la présence de véritables corpuscules de Golgi-Mazzoni, dans le tissu conjonctif sous-cutané ; il en donne une figure claire, d'où il ressort que ces corpuscules possèdent un appareil de Timoféew bien évident.

CHAPITRE II

EXPANSIONS NERVEUSES DANS L'ÉPIDERME

Les expansions nerveuses dans l'épiderme des Mammifères ont fait l'objet spécial des études de Langerhans (17), Merkel (20), Ranvier (24), Kœlliker (15), Eimer (11), Pfitzner (23), Huss (13), Bonnet (1), Moysisowicz (21), Tretjakoff (45), Retzius (25), Szymonowicz (42), Botezat (2), Leontowitsch (18), Dogiel (7) et autres.

Depuis les premières observations de Langerhans, Merkel et Ranvier, on a pu établir que dans l'épiderme des Mammifères, comme dans celui de l'Homme, il y a lieu de distinguer deux formes d'expansion nerveuse : 1° le réseau de Langerhans ; 2° les expansions hédériformes (cellules ou corpuscules tactiles de Merkel).

Réseau de Langerhans. — Cette forme d'expansion fut étudiée surtout dans le groin du Porc, le museau du Chat, du Chien, du Rat, de la Souris, de la Taupe, etc. Elle présente les mêmes caractères que celle que nous avons déjà étudiée chez l'Homme. Par conséquent, pour éviter une répétition inutile, nous renvoyons le lecteur à ce chapitre.

Expansions hédériformes (cellules ou corpuscules tactiles de Merkel). — On les trouve en abondance dans le groin du Porc, le museau du Chat, du Chien, de la Taupe, de la Brebis, du Bœuf, du Cheval, etc.

Dans ces expansions, on a coutume de distinguer deux parties : les cellules ou corpuscules de Merkel et les fibres nerveuses ayant leur extrémité façonnée en ménisque.

Les cellules de Merkel sont de forme ovale ; leur aspect est clair et légèrement réfringent, surtout si on les étudie avec la méthode au

chlorure d'or. Leur diamètre dépasse rarement 20 μ. Elles contiennent un noyaux volumineux. Elles peuvent être isolées ou réunies en groupes, comme dans le groin du Porc ; on les trouve éparses parmi les cellules épineuses de la couche de Malpighi.

Les fibres nerveuses, provenant du plexus cutané superficiel, gagnent par un trajet irrégulier l'épithélium. En traversant la membrane basale, elles perdent leur myéline, puis cheminent tortueusement vers les cellules de Merkel. Près de celles-ci, les fibres amyéliniques présentent un renflement en forme de coupe ou de ménisque par la concavité duquel elles se mettent en contact avec les cellules dites tactiles, qu'elles embrassent. Dans le groin du Porc, Ranvier a observé que les fibres nerveuses intraépithéliales forment des arborescences portant, avec les ménisques, les cellules tactiles, à la manière des feuilles de lierre, d'où le nom de *terminaisons hédériformes* qu'il leur a donné.

Se fondant sur ces apparences et sur la ressemblance que ces faits, ainsi observés superficiellement, ont avec la disposition observable dans les corpucules de Grandry, Merkel formula sa théorie bien connue, dont l'écho s'est répercuté jusqu'à nos jours : les cellules tactiles seraient, d'après lui, des éléments vraiment sensibles et absolument nécessaires à la perception des sensations tactiles.

Pour tout ce qui se rapporte aux résultats de l'analyse moderne faite par Dogiel, sur la structure des ménisques tactiles de l'homme, nous renvoyons le lecteur au chapitre correspondant de la première partie de ce travail.

RÉSUMÉ

La manière la plus brève et la plus claire de résumer tout ce qui vient d'être dit relativement aux expansions nerveuses périphériques des Mammifères est, à mon avis, de montrer en un tableau synoptique, comme nous l'avons fait pour l'Homme, les couches de la peau et les expansions nerveuses correspondant à chacune d'elles. Ce faisant, non seulement le lecteur pourra d'un coup d'œil, se renseigner sur les variations qui existent dans les expansions nerveuses de la même couche cutanée dans les trois espèces de Mammifères étudiées, mais encore il pourra comparer plus facilement et avec une plus grande

rapidité les faits observés chez l'Homme avec ceux qu'on a relevés chez les Mammifères.

		SINGE	CHAT	CHIEN
Épiderme	Couche de Malpighi	Réseau de Langerhans Expansions hédériformes	Réseau de Langerhans Expansions hédériformes	Réseau de Langerhans Expansions hédériformes
Derme ou Chorion	Membrane basale	———	———	———
	Couche papillaire	Corpuscules de Meissner Floccules papillaires Expansions en anses entortillées	Massues de Krause Floccules papillaires Expansions en anses entortillées	Massues de Krause Floccules papillaires Expansions en anses entortillées
	Couche sous-papillaire	Réseau amyélinique sous-papillaire	Réseau amyélinique sous-papillaire	Réseau amyélinique sous-papillaire
	Couche réticulaire	———	———	———
	Pannicule adipeux	Corpuscules de Pacini Corpuscules de Ruffini	Corpuscules de Pacini Corpuscules de Ruffini	Pas de corpuscules de Pacini dans les pulpes digitales. Très peu dans la plante des pieds Corpuscules de Ruffini

Considérations physiologiques.

Mode d'arborisation des fibres sensibles cutanées.

Une première considération, que me suggèrent les faits observés sur une vaste échelle, et qui a de l'intérêt même au point de vue physiologique, à trait a la manière dont se comportent à la périphérie les fibres nerveuses sensibles. Dans les expansions nerveuses closes (corpuscules de Pacini, Golgi-Mazzoni, Meissner, Ruffini, etc.), où le fait en question est particulièrement évident, il est démontré qu'une fibre nerveuse, fournissant par divisions successives un nombre plus ou moins grand de ramifications secondaires, peut former un nombre de corpuscules parfois très considérable. On peut donc dire, suivant

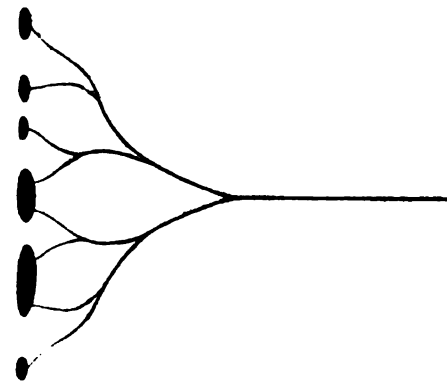


Fig. 41. — Schéma de la manière dont se comporte une fibre sensible au moment de son arborisation.

une heureuse expression de Sfameni, qu'*une fibre nerveuse préside à l'innervation d'un territoire cutané déterminé.* Mais ce n'est pas toujours qu'une fibre sensible unique peut former un grand nombre de corpuscules en se divisant en plusieurs rameaux : dans la formation des corpucules de Pacini, qui paraisssent constituer de cela l'unique exemple, on a très souvent observé qu'une fibre nerveuse, restant indivise, traverse successivement plusieurs corpuscules (corpuscules intercalaires) avant de se terminer dans un dernier. Quoique dans ces cas, qui ne sont pas très fréquents, il s'agisse d'une disposition en apparence différente, la zone d'innervation peut encore avoir une certaine étendue. Disons d'ailleurs que l'énoncé de Sfameni ne peut

prétendre à l'importance d'une loi, car pour les organes nerveux d'autres parties du corps, par exemple pour les fuseaux neuro-musculaires, il n'a plus de valeur.

Ce dispositif des fibres sensibles cutanées, qui pourrait éventuellement faire penser à quelque chose de singulier et de caractéristique pour la majorité des fibres nerveuses des sens, trouve sa contre-partie sous d'autres modalités de formes, dans le dispositif des fibres nerveuses motrices.

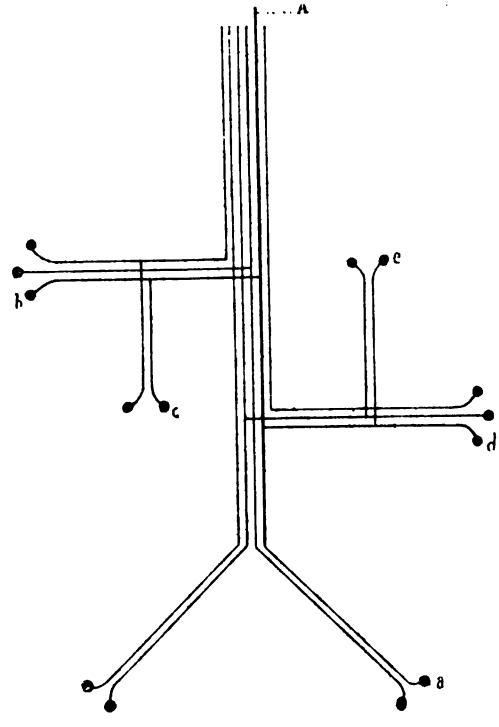


Fig. 42. — Schéma de la manière dont se comportent les fibres nerveuses motrices pendant leur arborisation.

a, b, c, d, e, cinq plaques motrices fournies par la même fibre A

Comparaison des arborisations motrices et sensitives.

Les deux schémas que nous donnons ici nous semblent indispensables pour mieux fixer nos idées sur ce sujet. La figure 41 représente très exactement la manière dont se comportent les fibres nerveuses qui s'épanouissent dans certains groupes de corpuscules de Pacini, dans les corpuscules de Ruffini, de Krause, etc. ; la figure 42 montre le dispositif des fibres nerveuses des nerfs moteurs. On sait que dans

ces derniers nerfs, les fibres ne cheminent jamais isolément, mais toujours réunies en troncules, jusqu'au voisinage du lieu de leur épanouissement. Il y a là une profonde différence avec les fibres sensibles qui cheminent au contraire fréquement isolées sur de longs trajets (trajet terminal [36]). On sait aussi que les troncs et troncules latéraux tirent origine de troncs plus gros par deux modalités différentes : tantôt les fibres nerveuses passent directement des plus gros troncs dans leurs branchements, tantôt des fibres collatérales se détachent au niveau d'étranglements annulaires pour entrer dans le branchement. Ces deux modalités sont représentées dans notre schéma. Il ne faudrait d'ailleurs pas croire qu'une fibre motrice chemine de son centre d'origine jusqu'à la plaque motrice sans se ramifier ; elle donne toujours naissance à un nombre plus ou moins grand de rameaux collatéraux. Voyons maintenant comment se comporte, dans l'innervation, une fibre motrice. Suivons, dans ce but, la fibre A de notre schéma. Nous la voyons donner naissance à des branchements successifs qui passent par divers troncs et troncules et vont s'épanouir dans cinq plaques motrice (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*). Cela revient à dire que cette seule fibre préside à l'innervation de cinq fibres musculaires striées placées en divers point du muscle. Son territoire d'innervation n'est donc pas moins étendu que celui d'une fibre nerveuse sensible.

Fonction des diverses expansions nerveuses cutanées.

Il n'y a pas de doutes sur la nature sensible des corpuscules de Pacini, Golgi-Mazzoni, Ruffini, Meissner, Krause, des floccules papillaires et des expansions en arbuscules. En ce qui concerne cette dernière forme, Sfameni croit avec raison qu'elle est l'homologue des floccules papillaires des autres Mammifères ; en vertu d'une adaptation à la grandeur des papilles, cette expansion prend une forme étalée, au lieu d'être ramassée en panache ou en flocon, comme il arrive chez l'Homme, le Singe et le Chat.

Nous avons déjà dit, dans le chapitre des considérations physiologiques de la première partie, qu'il existe un désaccord sur l'interprétation des expansions en anses entortillées, des fibres nerveuses libres papillaires et du réseau amyélinique sous-papillaire. Sfameni soutient (et il est suivi par Crevatin et par Dogiel), que ces nerfs sont absolument destinés à recevoir des impressions sensitives et non pas, comme je l'avais d'abord supposé, à transmettre des incitations motrices aux capillaires sanguins des papilles et du réseau vasculaire superficiel. D'ailleurs, cette hypothèse nous paraît trop exclusive : nous en avons déjà exposé une des raisons dans la première partie. Peut-être, aujour-

d'hui, devancerions-nous les faits en voulant discuter sur ce chapitre pour y porter des opinions définitives. Si nous avons pu suivre assez bien la morphologie et les rapports de ces nerfs, par contre beaucoup d'autres questions, — nous l'avons fait remarquer, — restent encore non résolues ou obscures. Est-il vrai que les anses entortillées se comportent toujours de la même manière, qu'elles proviennent de fibres amyéliniques ou de fibres myéliniques ? L'exemple très net de Crevatin, démontrant jusqu'à l'évidence les *réseaux périvasculaires* particuliers de l'Homme, fait penser qu'il y a dans les papilles des dispositifs qui ne nous sont qu'incomplètement connus aujourd'hui. Quels sont les rapports réels de ces nerfs avec les vaisseaux ? Que représentent anatomiquement et physiologiquement ces fibrilles ténues qui retournent vers la base de la papille et que nous avons vues, Dogiel et moi, se fusionner fréquemment avec le réseau amyélinique sous-papillaire ? N'est-ce pas aussi le cas de penser que, du moins fonctionnellement, les fibres myéliniques sont différentes des fibres amyéliniques ? Et celles-ci proviennent-elles toujours du réseau amyélinique sous-papillaire ? Ce n'est que lorsque toutes ces questions auront été élucidées, ainsi que d'autres, que l'analyse plus fine pourra éventuellement faire surgir, que nous pourrons rationnellement parler de la fonction des fibres nerveuses libres papillaires. Pour aujourd'hui, il est prudent de s'en tenir à ce que nous avons proposé dans la première partie : à savoir que, parmi les fibres nerveuses papillaires libres, il y a probablement des fibres sensitives et vasales. Même si elle est fausse, cette interprétation aura au moins l'avantage de laisser la porte ouverte à des recherches nouvelles et plus détaillées.

Signification et rôle des cellules de soutien.

Nous ne pouvons clore ce chapitre sans passer en revue certaines idées que Sfameni a exposées dans ses deux travaux et qui le conduisirent plus tard (26) à édifier une théorie tout à fait singulière sur la signification morphologique et fonctionnelle des expansions nerveuses périphériques.

Sfameni, se faisant un bouclier de la théorie de Merkel, non démontrée, mais acceptée par beaucoup d'auteurs, affirme catégoriquement que les cellules contenues dans la substance soit-disant granuleuse de soutien des formes corpusculaires (expansions nerveuses closes) *doivent être considérées comme de véritables éléments tactiles périphériques, qui ressentent les impressions du monde externe, les élaborent et les transmettent aux centres par l'intermédiaire du cylindraxe.* Et ailleurs : *elles* (ces mêmes cellules) *représentent l'être*

sensible, l'élément intelligent (comme les cellules acoustiques, comme les cellules gustatives) des terminaisons nerveuses ; sans les cellules, le cylindre-axe ne saurait rien percevoir.

Nous n'avons pas la prétention de critiquer plus ou moins sévèrement les idées formulées par Sfameni ; nous nous limiterons à la constatation de quelques faits avec lesquels elles ne sont guère d'accord.

L'idée fondamentale d'où sont partis tous les défenseurs de la théorie de Merkel, est de comparer la nature et la fonction des neuro-épithéliums de certains organes des sens (vue, ouïe, odorat, goût) avec les cellules tactiles découvertes par Merkel dans l'épiderme. Les corpuscules de Grandry seraient ainsi des formations plus complexes que les simples dispositifs existant dans l'épiderme, les corpuscules de Meissner seraient des organes encore plus complexes que les corpuscules de Grandry, et finalement Sfameni veut pousser ce principe jusqu'à ses conséquences extrêmes, en le généralisant à toutes les expansions nerveuses.

Origine embryonnaire des cellules de soutien.

Nous devons avant tout nous demander si les cellules de Merkel sont réellement des éléments d'origine ectodermique et si elles peuvent, par conséquent, être comparées aux neuro-épithéliums des autres organes des sens. Cela nous paraît encore à démontrer. Et quand bien même l'origine ectodermique des cellules de Merkel serait démontrée, il faudrait d'abord prouver que les cellules de la partie centrale des corpuscules de Grandry sont aussi des éléments d'origine ectodermique, immigrés ultérieurement dans le chorion. Les travaux entrepris sur ce point par Kallius et Szymonowicz ont eu, comme nous l'avons déjà dit, des résultats contradictoires. Et même si l'on est disposé à accepter comme plus probablement exacts les résultats de Kallius, il serait absolument indispensable de démontrer le même fait pour les corpuscules de Meissner, Pacini, Krause, Ruffini, etc., parce qu'on ne peut pas se servir, en pareil cas, du raisonnement par analogie.

Mais acceptons comme démontrée, pour un moment, l'hypothèse de la nature neuro-épithéliale de toutes les cellules de soutien. En ce cas, il faut aussi admettre que leur présence est absolument indispensable pour toutes les expansions nerveuses, comme tendrait à le faire croire la conception de Sfameni ; s'il en était autrement, d'aillleurs, cette conception ne mériterait pas la plus simple discussion. Mais alors elle devient inapplicable dans le cas des expansions nerveuses libres et de la partie libre des expansions mixtes, qui, n'ayant pas de tissu de soutien, manqueraient ainsi des cellules prétendues indispensables

pour élaborer les impressions du monde externe : il en est ainsi du réseau de Langerhans, des floccules papillaires, des expansions en anses entortillées, du réseau amyélinique sous-papillaire, de la partie libre des corpuscules de Dogiel, et de la variété de massues de Krause figurée par Spameni. Et alors comment expliquer la fonctionnalité de ces expansions nerveuses nombreuses et étendues ? Et dans un domaine voisin, comment expliquer la manière dont fonctionne le réticulum nerveux très délicat de l'épithélium cornéen et des autres épithéliums, si semblables au réseau de Langerhans de l'épiderme ?

Ces mêmes objections sont valables contre ceux qui, renonçant à la nécessité de la dérivation ectodermique de ces éléments, les considèrent comme des cellules de nature mésenchymateuse ayant assumé les propriétés de cellules sensorielles.

Dans aucune des catégories d'expansion nerveuse, l'analyse moderne n'a jamais démontré une vraie relation de continuité entre les ramifications du cylindraxe et ces éléments cellulaires. Les rares observations faites se prêtent, comme nous l'avons dit, à d'autres interprétations.

D'autre part il semble très singulier que des cellules appelées à accomplir une fonction aussi haute n'aient (quelle que soit leur origine) subi aucune modification de forme ou de structure, et qu'elles aient acquis une position tout à fait inverse de celle qu'ont les neuro-épithéliums dans les autres organes des sens.

Il faut aussi reconnaître que les observateurs ont été trompés, non seulement par les apparences, que nous avons plusieurs fois rappelées et par l'absence presque absolue de connaissances embryologiques sur ce sujet, mais encore parce que l'on ne savait rien de certain sur la provenance et la structure du tissu de soutien, ou massue interne. Aux fausses interprétations, d'après lesquelles elle serait constituée par un épaississement de la gaine de Schwann, ou de celle de Henle, ou encore par la présence mystique d'une substance particulière finement granuleuse avec de nombreux noyaux, nous avons opposé la démonstration nette de sa nature connective et de sa provenance aux dépens de la gaine subsidaire, en continuité directe avec l'endonèvre fasciculaire des troncs nerveux. A l'encontre de l'opinion de ceux qui voyaient les fibres nerveuses en relation (apparente) avec des cellules étoilées particulières du tissu conjonctif du derme, et qui attribuaient à ces cellules la fonction sensorielle, nous démontrâmes clairement que toutes les cellules fixes du tissu conjonctif ont la forme étoilée, avec des prolongements plus ou moins longs, largement anastomosés

avec ceux des cellules voisines, c'est-à-dire constituant de véritables syncytiums réticulaires, destinés à nourrir le tissu ou les épithéliums, et n'ayant rien de commun avec les nerfs de la peau (Ruffini, 27).

Les cylindraxes peuvent recueillir directement les impressions.

Et comme si tout cela ne suffisait pas, nous voulons apporter encore une preuve physiologique pour démontrer que les cylindraxes seuls sont capables de recueillir les impressions du monde extérieur, sans l'intermèdiaire de cellules sensorielles et de cellules de soutien particulières.

On prend un cheveu de femme très fin et on en découpe trois ou quatre morceaux d'une longueur de quatre ou cinq centimètres. On les réunit en faisceau et on fixe celui-ci à l'extrémité d'un cure-dents de bois. Ou bien encore on prend une plume de la queue d'un poulet ou d'un pigeon, on en dénude la tige de façon à ne laisser qu'une seule des barbes médianes, puis on taille la tige immédiatement au-dessous de celle-ci. L'un ou l'autre de ces deux instruments très simples nous servira pour faire notre délicate expérience.

Il s'agit de frotter légèrement, avec la surface des fragments de cheveu ou de la barbe de plume, sur la surface cutanée, pour produire la plus superficielle sensation tactile. Si nous opérons sur une surface cutanée recouverte de poils ou de duvet, nous produisons le *chatouillement;* mais quand, au contraire, nous opérons, — et là est le point essentiel de notre expérience, — sur une région dépourvue de poils, comme par exemple sur la paume de la main, la surface palmaire ou la pulpe des doigts, nous produisons alors une très légère sensation tactile pure, localisable par un patient ayant les yeux bandés. Il est inutile de rappeler que l'expérience réussit mieux chez les individidus qui n'ont ni callosités, ni couche cornée très développée.

Dans ce cas, la perception tactile ne peut être attribuée qu'au seul réseau de Langerhans, et non pas aussi aux expansions hédériformes, parce qu'elles sont placées trop profondément. Or, nous savons que les ramifications cylindraxiles du réseau se terminent librement entre les cellules de la couche épineuse, et ne se mettent jamais en rapport direct avec des éléments particuliers. Donc le stimulus est recueilli directement par les ramifications cylindraxiles, qui le transmettent aux centres.

Mais notre expérience prouve un autre fait qui ne me paraît pas sans intérêt pour la physiologie. Nous savons, et les recherches modernes l'ont confirmé, que les ramifications du réseau de Langerhans arrivent jusqu'à la couche granuleuse, sans y pénétrer. Nous avons donc au-dessus des nerfs non-seulement la couche granuleuse, mais encore

toute la couche cornée. Et cependant le très léger stimulus est également perçu.

Cela prouve, à notre avis, que la conductibilité cellulaire aux impressions est certainement plus grande qu'on ne le croirait. Le cylindraxe ne ferait que recueillir le stimulus, que les cellules du tissu propagent entre elles et conduisent jusqu'à lui.

Si, de préférence aux théories ingénieuses, on recourait, en ce qui regarde la sensibilité cutanée, à une évaluation rationnelle de ce facteur, peut-être s'engagerait-on sur une voie plus sûre pour arriver à l'interprétation des faits observés.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Bonnet. Ueber die Merkel'schen Tastzellen in der Haut. *Bayer. ærztlich. Intelligenzbl.*, 1885.

Bonnet. Studien über die Innervation der Haarbælge der Hausthiere. *Morphol. Jahrb.*, Bd. IV. S. 239-293.

2. Botezat. Die Nervenendigungen in der Schnauze des Hundes. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXIX. H. 4.

3. Ceccherelli (G.). Sulle espansioni nervose di senso nella mucosa della lingua dell' uomo. *Anat. Anzeiger*, Bd. XXV. n° 2 3. 1904.

4. Ciaccio (S.-V.). *Lezioni di notomia minuta generale. etc.*, Bologna, tip. Gamberini e Parmeggiani, 1890-1895.

5. Crevatin (F.). Di alcune forme di corpuscoli nervosi del connettivo sotto cutaneo e della loro struttura. *Rendic. d. sess. d. R. Accad. d. Sc. dell'. Istit. di Bologna.* 12 nov. 1899.

6. Crevatin (F.). Le terminazioni nervose nel corio della congiuntiva e della pelle dei polpastrelli delle dita dell' uomo. *Mem. d. R. Accad. d. Sc. dell' Istit. di Bologna*, ser. V. vol. X.

7. *a*) Dogiel (A.-S.). Die Nervenendkœrperchen in der Cornea und Conjunctiva Bulbi. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. XXXV.

b) Dogiel (A.-S.). Die Nervenendigungen in der Haut der æusseren Genitalorgane des Menschen. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. XLI.

c) Dogiel (A. S.). Die Nervenendigungen im Lidrande und in der Conjunctiva Palpebri des Menschen. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. XLIV.

8. Dogiel (A.-S.). Die Nervenendigungen in Meissner'schen Kœrperchen. *Internat. Monatsschr. Anat. u. Physiol.*, Bd. IX. 1892.

9. Dogiel (A.-S.). Ueber die Nervenendapparate in der Haut des Menschen. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. LXXV, H. 1. 1903.

10. Dogiel (A.-S.) et Willanen (K.). Die Beziehungen der Nerven zu den Grandry'schen Kœrperchen, *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. LXVII, H. 3, 1900.

11. *a*) Eimer. Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug, *Arch. mikr. Anat.*, Bd. VII.

b) Eimer. Ueber die Nervenendigungen in der Haut der Kuhzitze, *Arch. mikr. Anat.*, Bd. VIII.

12. Golgi (C.). Sui nervi nei tendini dell' uomo e di altri vertebrati e di un nuovo organo nervoso terminale muscolo-tendineo, *Mem. Accad. d. Sc. Torino*, sér. 2, vol. XXXII.

13. Huss. Beiträge zur Kenntniss der Eimer'schen Organe in der Schnauze von Sæugern, *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. LXIII, fasc. 1-12.

14. Kallius (E.). Endigungen sensibler Nerven bei Wirbelthiere, *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. V, p. 55-94, 1895.

15. Kœlliker (A.). *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*. 6e Aufl.

16. *a*) Krause (W.). Ueber Nervenendigungen, *Zeitschr. rationn. Med.*, IIIe Reihe, Bd. V, 1858.

b) Krause (W.). *Die terminalen Kœrperchen der einfach sensiblen Nerven*, Hannover, 1860.

c) Krause (W.) *Anatomische Untersuchungen*, 1861.

17. *a*) Langerhans. Ueber die Nerven der menschlichen Haut. *Virchow's Archiv*, Bd. XLIV, 1868.

b) Langerhans. Ueber Tastkœrperchen und Rete Malpighii, *Arch. mikr. Anat.*, Bd. IX, 1873.

18. Leontowitsch. Die Innervation der menschlichen Haut, *Internat. Monatschr. Anat. u. Phys.* Bd. XVIII, H. 4-6, 1901.

19. Mazzoni (V.). Osservazioni microscopiche sopra i cosi dette corpuscoli terminali dei tendini dell' uomo, etc., *Mem. d. R. Accad. d. Sc. dell' Istit. di Bologna*, sér. V, vol. I, 1891.

20. *a*) Merkel. Tastzellen und Tastkœrperchen bei den Hausthieren und beim Menschen, *Arch. mikr. Anat.*, Bd XI, H. 4, p. 648.

b) Merkel. *Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Hauder Wirbelthiere*, Rostock, 1880.

21. Moysisowicz. Ueber die Nervenendigungen in der Epidermis der Sæuger, *Sitzungsber. d. wiener Akad. d. Wissensch.*, Bd LXXI, Abth. III, S. 242, et Bd LXXIII, Abth. III, H. 1-5 (Jahrg. 1876).

22. Pacini (F.). *Nuovi organi scoperti nel corpo umano*, Pistoia, 1840.

23. Pfitzner. Nervenendigungen im Epithel, *Morphol. Jahrb.*, Bd VII, S. 726.

24. *a*) Ranvier (L.). On the terminations of nerves in the epidermis, *Quart. Journ. microsc. Sc.*, vol. XX, p. 456-458.

b) Ranvier (L.). *Traité technique d'Histologie*, 2e éd., Paris, 1889.

25. *a*) Retzius (G.). Ueber die sensiblen Nervenendigungen in dem Epithel bei den Haaren, *Biolog. Untersuch.*, N. F., Bd IV, 1892.

b) Retzius (G.). Ueber die Nervenendigungen in den Epithelien bei den Wirbelthieren, *Biolog. Untersuch.*, N. F., Bd V, 1892.

c) Retzius (G.). Einige Beitræge zur Kenntniss der intraepithelialen Endigungsweise der Nervenfasern, *Biolog. Untersuch.*, N. F., Bd. VI, 1894.

26. Retzius. Zur Frage von der Endigungsweise der peripherischen sensiblen Nerven, *Biolog. Untersuch.*, N. F., Bd VIII, 1898.

27. *a*) Ruffini (A.). Mem. present. al concorso per il premio Vittorio Emanuele II. nella R. Univers. di Bologna. nell' Ottobre dell' anno 1891. *Annuario d. R. Univ. di Bologna*. anno scolast. 1891-1892, p. 185-186. Bologna, prem. stabil. tipogr. succ. Monti, 1891.

b) Ruffini. Di un nuovo organo nervoso terminale, e sulla presenza dei corpuscoli Golgi-Mazzoni nel connettivo sotto-cutaneo dei polpastrelli delle dita dell' uomo, *Mem. de R. Accad dei Lincei*, cl. d. sc. fis., mat. e natur., ser. 4, vol. VII, 1894.

28. Ruffini. Sulla presenza dei nervi nelle papille vascolari della cute dell' uomo. Nota preventiva. *Rendic. d. R. Accad. dei Lincei*, ser. 5, vol. I, 1892.

29. Ruffini. Sulla presenza di nuove forme di terminazioni nervose nello strato papillare e subpapillare della cute dell' uomo, con un contributo allo studio della struttura dei corpuscoli del Meissner. Seconda nota preventiva. *Monit. zool. ital.*, anno VI, fasc. 8-9, 1895.

30. Ruffini. Ulteriori ricerche sugli organi nervosi terminali nel connettivo sotto-cutaneo dei polpastrelli dell' uomo e sulle diverse qualita di corpuscoli di Pacini che si osservano nello stesso tessuto. *Ricerche fatte nel Labor. di Anat. d. R. Univ. di Roma*, etc., vol. V, fasc. 3, 1896.

31. Ruffini. Sullo strozzamento preterminale nelle diverse forme di terminazioni nervose periferiche. *Monit. zool. ital.*, anno VII, fasc. 5, 1896.

32. Ruffini. *Sulla presenza di nuove forme di terminazioni nervose nello strato papillare e subpapillare della cute dell' uomo, con un contributo allo studio della struttura dei corpuscoli del Meissner*. Siena, tip. edit. S. Bernardino, 1898.

33. Ruffini. Contributo allo studio della vascolarizzazione della cute umana, con proposta di una classificazione piu razionale dei suoi diversi strati. *Monit. zool. ital.*, anno XI, n° 9, 1900.

34. Ruffini. Le fibrille nervose ultraterminali nelle terminazioni nervose di senso e la teoria del neurone, *Riv. di patol. nervosa e mentale*, vol. VI, fasc. 2.

35. Ruffini. Sull' apparato nervoso di Timofeew od apparato ultraterminale nei corpuscoli di Meissner della cute umana, *Bibliogr. anat.*, t. XI, n° 4, p. 267-281.

36. Ruffini. Sopra una nuova guaina (guaina sussidiaria) nel tratto terminale delle fibre nervose di senso dell' uomo. *Atti d. R. Accad. dei Fisiocrit. in Siena*, ser. 4, vol. XV, 1903. (Ce travail sera prochainement publié *in extenso* dans la *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd LXXIX.)

37. *a*) Ruffini. La forma delle cellule tendinee nel gatto e nell' uomo comparate con quella di altre cellule in altri tessuti di origine mesenchymale, *Atti d. R. accad. dei Fisiocrit. in Siena*, 30 Jennaio 1904.

b) Ruffini. Sui rapporti tra le cellule fisse del connettivo, i vasi papillare e le cellule dello strato germinativo dell' epidermide. *Atti d. R. Accad. dei Fisiocrit. in Siena*, 27 maggio 1904.

38. Sala (G.). Ricerche intorno alla struttura dei corpuscoli di Pacini. *Bollett. d. Soc. med.-chir. di Pavia*, 9 giugno 1899.

39. Sala (G.). Ueber den innersten Bau der Herbst'chen Kœperchen. *Anat. Anzeiger*. Bd XIX, n°s 23-24, s. 595-596, 1901

40. *a*) Sfameni (P.). Recherches comparatives sur les organes nerveux terminaux de Ruffini, *Anat. Anzeiger*. Bd IX, n° 22, 1894.

b) Sfameni (P.). Le terminazioni nervose delle papille cutanee e dello strato subpapillare nella regione plantare e nei polpastrelli del cane, del gatto e della scimmia, *Ann. di Freniatria e scienze affine d. R. manic. di Torino*, 1900.

c) Sfameni (P.). Gli organi nervosi terminali del Ruffini ed i corpuscoli del Pacini studiate nelle piante e nei polpastrelli del cane del gatto e della scimmia. *Mem. d. R. Accad. di Torino*, ser. 2, t. L, 1900.

41. Sfameni (P.). Sulle terminazioni nervose nei genitali femminili esterni e sul loro significato morphologico e funzionale. *Arch. di Fisiologia*, vol. I, fasc. 4, maggio 1904.

42. *a*) Szymonowicz (L.). Beiträge zur Kenntniss der Nervenendigungen in Hautgebilden, *Arch. mikr. Anat.*, Bd XLV, H. 4.

b) Szymonowicz (L.). Ueber den Bau und die Enwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel, *Arch. mikr. Anat.* Bd XLVIII, 1896.

43. Tartuferi (F.). Sulla minuta anatomia dei corpuscoli di Pacini, *Bollett. d. sc. med. di Bologna*, ser. 7, vol. IV, 1893.

44. Tomsa (W.). Nerven der Blutgefæsscapillaren, *Centrabl. f. d. med. Wissensch*, Jahrg. VII, p. 562-563.

45. Tretjakoff. Zur Frage der Nerven der Haut, *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd LXXI, p. 625.

46. Vater (A.). *Dissertatio de consensu partium corporis humani*, Vitembergiæ, 1741.

47. Wagner (R.) et Meissner (G.). Ueber das Vorhandensein bisher unbekannter eigenthümlicher Tastkœrperchen (corpuscula tactus) in den Gefühlswærzchen der menschlichen Haut und über die Endausbreitung sensibler Nerven, *Göttinger Nachrichten*, 1852.

TABLE DES MATIÈRES

DU FASCICULE III

INTRODUCTION 421

PREMIÈRE PARTIE. — PEAU DE L'HOMME 425

CHAPITRE PREMIER. — *Expansions nerveuses dans le derme* 427

§ 1. — Couche ou pannicule adipeux sous-cutané 427
Corpuscules de Pacini 427
Variétés des corpuscules de Pacini 433
Formes intermédiaires ou de passage 433
Corpuscules de Golgi-Mazzoni 435
Corpuscules ou organes de Ruffini 442
Variétés des corpuscules de Ruffini 450
§ 2. — Couche réticulaire 453
§ 3. — Couche sous-papillaire 454
Réseau amyélinique sous-papillaire 454
Corpuscules de Meissner monolobaires 456
Terminaisons arboriformes ou arbuscules (Dogiel) . . 456
Corpuscules de Golgi-Mazzoni 457
§ 4. — Couche papillaire 458
Corpuscules de Meissner 458
Variétés des corpuscules de Meissner 471
1. Corpuscules de Dogiel 473
2. Corpuscules de Meissner monolobaires 473
Floccules nerveux papillaires 476
Fibres nerveuses libres des papilles 480
1. Origine des fibres nerveuses libres des papilles . 481
2. Manière dont se comporte les fibres nerveuses libres des papilles 481
A. Fibres nerveuses myéliniques 481
B. Fibres nerveuses amyéliniques 484
3. Destination ultime des fibres nerveuses libres des papilles 486
Corpuscules de Golgi-Mazzoni 487

CHAPITRE II. — *Expansions nerveuses dans l'épiderme* 489
§ 5. — Couche de Malpighi. 489
Réseau de Langerhans 489
Terminaisons hédériformes (paniers intra-épithéliaux de Dogiel) 493
Résumé. 495

DEUXIÈME PARTIE. — PEAU DE QUELQUES MAMMIFÈRES. 499

CHAPITRE PREMIER. *Expansions nerveuses dans le derme* 499

§ 1 — Couche ou pannicule adipeux sous-cutané 499
Singe. 499
Chat 505
Chien. 505
§ 2. — Couche réticulaire 506
§ 3. — Couche sous-papillaire 506
Réseau amyélinique sous-papillaire 506
§ 4. — Couche papillaire. 507
Singe. 507
Chat 511

CHAPITRE II. — *Expansions nerveuses dans l'épiderme* 521

RÉSUMÉ 522

CONSIDÉRATIONS PHYSIOLOGIQUES. 524

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE. 533

TABLE DES MATIÈRES 539

Le Gérant : CL. REGAUD.

Lyon — Imp. A. Storck et Cie, 8, rue de la Méditerranée.

FASCICULE 4

LE PANCRÉAS

PAR

E. LAGUESSE

Professeur d'Histologie à la Faculté de médecine de Lille

PREMIÈRE PARTIE

(Avec 33 figures dans le texte)

Septembre 1905.

INTRODUCTION

Comme introduction à des études d'histogénèse publiées dans un second mémoire, nous résumions il y a dix ans, dans le *Journal de l'Anatomie*, les « *Travaux récents sur la structure et le développement du pancréas* » (L., 1894-*b*). Nous laisserons de côté cette fois l'organogénèse, qui sort du cadre de cette *Revue* (1). En ce qui concerne la structure, les dix années écoulées ont accumulé assez de recherches pour nécessiter une nouvelle mise au point. Nous accorderons la première place à ces recherches récentes, mais, pour rester dans l'esprit de cette publication, nous reprendrons brièvement chaque question *ab ovo*, sans nous astreindre pourtant à reproduire tous les détails déjà donnés dans notre première Revue générale, qui sera toujours utile à consulter.

Le pancréas, rangé d'abord simplement à la suite des glandes salivaires [*Bauchspeicheldrüse*, ou glande salivaire abdominale de Siebold (1797) (2), de Meckel, et de Stannius], n'est étudié à part que depuis un demi-siècle environ. Les physiologistes commencèrent, en montrant que sa sécrétion externe a une tout autre importance que celle des glandes salivaires, qu'à la propriété de transformer l'amidon en sucre, son suc joint celle d'émulsionner et de saponifier les graisses (Cl. Bernard, 1848 à 1856), de digérer en outre les albuminoïdes (Cl. Bernard, 1848 à 1856; Corvisart, 1857-1863). C'est plus tard, en 1869 seulement, avec la thèse de Langerhans (3), que

(1) Pour cette partie de la bibliographie, nous renvoyons aux mémoires de Piper (*Thèse méd.* Fribourg-en Brisgau, 1902), et de Weber (*Thèse méd.* Nancy, 1903, et *Archives d'Anatom. microsc.*) — et aussi à Oppel (1900-*a*), qui donne en outre de nombreux détails sur l'anatomie comparée de la glande.

(2) *Historia systematis salivalis*, Iéna, 1797 (d'après Salter).

(3) Avant cette époque, mentionnons E. Weber (1827), Johannès Müller (1830), Cl. Bernard (1856), Salter (1859); — Milne-Edwards (1860, *Leçon sur la Phys. et l'Anat. comp.*) résume les travaux anciens en anatomie comparée; Schirmer (1893, *Thèse Bâle*) a complété plus tard. Mais, au point de vue histologique, tous ces auteurs rangent le pancréas parmi les glandes salivaires ou à leur suite, et n'y distinguent point de structure absolument particulière.

commence la série des recherches histologiques et histo-physiologiques fructueuses (Heidenhain, 1875; Kühne et Lea, 1876-1882; Nüssbaum, 1882; Ramon y Cajal, 1891). Puis de nouveau la physiologie reprit les devants, en montrant l'existence d'une sécrétion interne très importante, particulièrement dans les transformations intra-organiques du sucre (Mering et Minkowski, 1889; Hédon, Gley, R. Lépine, Lancereaux et Thiroloix, Chauveau et Kaufmann... Voir Lag. 1894-*b*, p. 1, note), et dont la suppression donne lieu à la forme de diabète décrite par Lancereaux dès 1877 (*Bull. de l'Acad. de médecine*) sous le nom de diabète maigre ou pancréatique. De là toute une nouvelle série de recherches histologiques, tandis que, d'autre part, le mécanisme de la sécrétion externe était étudié de plus près.

Contrairement aux glandes salivaires, le pancréas est formé, non seulement de canaux excréteurs et de cavités sécrétantes, mais aussi de masses cellulaires pleines, étudiées depuis peu, et généralement désignées sous le nom d'îlots de Langerhans. Nous allons étudier successivement les deux parties de ce double organe.

PREMIÈRE PARTIE

LA GLANDE ANCIENNE OU EXOCRINE

(Lobules, Canaux excréteurs, Cavités sécrétantes)

CHAPITRE PREMIER

RAPPORTS GÉNÉRAUX, ASPECT D'ENSEMBLE ENVELOPPE, LOBULES

Dispositions générales variables selon l'espèce.

Le pancréas est, par ses origines ontogénétique et phylogénétique, une glande annexe de la première portion de l'intestin grêle (duodénum). Chez quelques animaux (le Protoptère par exemple, LAGUESSE, 1890; PARKER, 1892), il reste même inclus dans la paroi intestinale, et s'étale simplement en une masse aplatie, linguiforme, entre la tunique musculeuse et la tunique séreuse. Certains petits pancréas surnuméraires peuvent, jusque chez l'Homme adulte, se comporter encore d'une façon analogue, mais en s'étendant de préférence dans la sous-muqueuse (THOREL, 1903). Le plus souvent, dans la série des Vertébrés, le pancréas n'en reste pas là, il écarte les deux feuillets du mésoduodénum, entre lesquels il se glisse au loin, envahissant le mésogastre (grand épiploon) jusqu'au hile de la rate, tantôt sous la forme en nappe, « en feuille de fougère » (CL. BERNARD, Lapin) (1), tantôt sous la forme massive (Chien, Chat, etc.). Chez l'embryon humain il occupe encore cette position, mais secondairement, par

(1) Chez les Poissons osseux, où longtemps il fut méconnu, il fuse encore bien plus loin (LEGOUIS, 1873: LAGUESSE, 1889, 1891, 1894-*a*), supporté par mésentère et épiploons, dans toute l'étendue de la cavité abdominale, suivant la veine porte dans ses racines, et même dans sa frondaison intra-hépatique qu'il peut engainer. — Ces rapports se retrouvent chez les Ganoïdes (MACALLUM, 1886) et sont même légèrement indiqués chez plusieurs Amphibiens (GŒPPERT, 1891; GIANNELLI, 1899, *Monitore zool. italiano*, T. 10).

suite de la soudure d'une partie du mésogastre avec le mésocôlon transverse et le péritoine pariétal, il devient bientôt, chez le fœtus, extrapéritonéal. Couché transversalement au devant de la colonne vertébrale, la tête renflée, tombante, enchâssée dans le fer à cheval duodénal, le corps prismatique triangulaire plus ou moins aplati, la queue s'effilant à la suite, il est, chez l'homme adulte, appliqué par le péritoine contre la paroi postérieure de la cavité abdominale et immobilisé (sauf l'extrémité de la queue), recouvert par conséquent par la séreuse sur sa face antérieure seulement. Il n'a ni enveloppe séreuse complète, ni capsule propre; il gît au milieu d'une couche conjonctive plus ou moins abondante, souvent chargée de graisse et continue avec le tissu conjonctif interlobulaire.

Glande en grappe, composée, remaniée.

Le pancréas est généralement classé parmi les *glandes en grappe composée*, dont il offre la disposition générale ; néanmoins, certains remaniements internes sur lesquels nous aurons à revenir ont conduit le professeur Renaut (1881) à le ranger, avec le foie, dans un groupe spécial, celui des glandes conglobées. Mais il faut ajouter que ces remaniements sont infiniment moins marqués que dans le foie, de sorte que l'aspect général reste celui d'une glande en grappe composée (1).

D'une couleur gris jaunâtre, rosée lors de la congestion fonctionnelle, le pancréas est, à la façon des autres glandes en grappe, décomposable en d'innombrables *lobules*, qui en représentent les grains Faciles à voir chez le jeune, tant que le tissu conjonctif interstitiel qui leur forme gangue est encore abondant et gélatineux, ces lobules sont serrés chez l'adulte, se compriment et se déforment réciproquement. Néanmoins on les met encore assez facilement en évidence par la dissection, surtout sur l'organe préalablement bouilli, légèrement macéré (2), ou fixé à l'alcool.

Les lobules.

Les **lobules**, chez les animaux adultes, ont été décrits et compris de façons un peu différentes.

Descriptions diverses de : Harris et Gow.

Harris et Gow (1894) ont montré qu'ils sont de forme et de volume variables selon l'espèce. Grands, irréguliers chez l'Homme, ils sont plus grands encore (mais bien moins limités) chez les Singes, petits chez le Chien, le Chat (la Grenouille), plus petits encore chez le Chien dingo, le Glouton, la Belette. D'après ces auteurs on pourrait grouper les pancréas des diverses espèces en : — *glandes à lobules petits et bien distincts* (Chien dingo, Glouton...), — *glandes à tissu semi compact,*

(1) Nous entendons par là une glande plus ou moins lobulée, à canaux excréteurs ramifiés, quelle que soit la forme des cavités sécrétantes ultimes.

(2) Dans l'alcool au tiers, l'eau acidulée, ou dans une solution concentrée d'acide tartrique comme l'indique Renaut (1899).

c'est-à-dire à lobules plus larges et moins distincts (la majorité des animaux, y compris l'Homme), — *glandes à tissu compact*, presque sans indication de lobules : Ophidiens. Chez ces derniers, en effet, nous trouvons l'organe presque massif.

Renaut (1899) donne au lobule élémentaire isolable le nom de *lobule cunéiforme*, à cause de son aspect en coin. Il le montre indissociable, simplement divisible sous le microscope en îlots particuliers, limités par les vaisseaux de distribution (veinules surtout), et qu'il nomme « îlots pancréatiques », bien visibles à la périphérie après imprégnation (Poulet), et correspondant à autant d' « unités glandulaires..., de branches de végétation de la glande ». de Renaut.

Opie (1900), trouvant que, chez l'Homme, les lobules sont comme dans le foie mal définis et par places fusionnés, prend pour type de description le pancréas du Chat. Ici, les lobules seraient bien limités par le tissu interstitiel, à la manière de ceux du foie de Porc. Pourtant il ajoute bientôt que les septa conjonctifs découpant le parenchyme en aires polygonales de taille et de forme variables sont incomplets, et que deux lobules voisins se *confondent souvent* en un point. Les lésions inflammatoires seules (ligature du canal pendant quinze jours à trois semaines) complètent ces cloisons et montrent que ces lobules sont bien des unités de structure. Chacun d'eux (dans la queue du pancréas seulement) (1) contient, vers le centre, un îlot de Langerhans, qu'on retrouve sinon sur chaque coupe, du moins en suivant la série. Mais de plus, autour de chaque canal interlobulaire de dernier ordre, accompagné d'une artère et d'une veine, ces lobules se rassemblent par *groupes*, plus facilement isolables, séparés par des bandes conjonctives plus épaisses. Dans le pancréas humain on peut reconnaître encore ces *lobules* et *groupes de lobules*, mais moins nettement définis et moins régulièrement arrangés. Les premiers varient beaucoup de taille et ne sont généralement pas clairement séparés l'un de l'autre. Il n'est pas constant d'y trouver l'îlot central. Les artères et les veines, qui sont côte à côte, n'accompagnent pas les conduits dans le groupe de lobules. d'Opie.

D'après Flint (1903), les lobules sont également, chez l'Homme, bien moins régulièrement disposés que dans les glandes salivaires. A leur périphérie ils sont souvent comme lobés par les plis pénétrants d'une mince membrane conjonctive enveloppante, qu'il appelle la *membrane limitante* (*Grenzmembran*). Il n'y a pas de hile marqué; vais- de Flint.

(1) Ils sont plus rares ailleurs, surtout dans la portion descendante du pancréas (tête).

seaux et canaux y entrent en des points très divers sans suivre de loi de ramification nette. C'est une unité structurale bien moins individualisée (1). Comme Opie, Flint ne trouve pas toujours un îlot en chaque lobule, même au niveau de la queue. A l'inverse des autres auteurs, il réserve aux lobules élémentaires le nom de *secondaires*, donnant aux groupes d'Opie celui de lobules *primitifs*. Il se base pour cela sur la date d'apparition bien plus précoce de ces derniers au cours du développement. Nous ne voyons que des inconvénients à ce mode de notation.

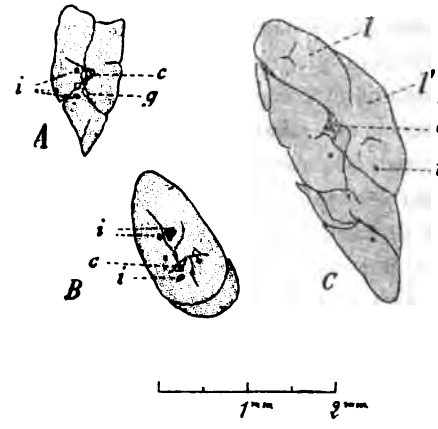


Fig. 1. — Lobules pancréatiques du Chat adulte.

A et B, deux lobules pancréatiques moyens, isolables; — C, l'un des plus gros; — *c*, *c*, canal intralobulaire accompagné des vaisseaux (artère et veine), parfois d'un peu de graisse réservée en clair; — *g*, *i*, *i*, îlots de Langerhans. — En A, le lobule est composé de cinq lobulins, les supérieurs très incomplètement séparés sur cette coupe, mieux individualisés sur d'autres; — en B, la plupart des cloisons de refend partent du centre; lobulins fusionnés à la périphérie, sauf un; — en C, nombreux lobulins, dont les deux supérieurs, *l*, *l'* sont incomplètement séparés. — Loupe, environ 10 diamètres, camera.

Recherches personnelles.

Nous avions d'abord parlé (1894-*b*), chez l'Homme, de « lobules isolables de 2 à 5 millimètres, paraissant encore, sur les coupes, susceptibles de se diviser en parties plus petites ». En présence de ces descriptions divergentes, il devient évident que les auteurs n'ont pas envisagé le même objet; nous avons donc repris ces recherches (1905-*b*).

Chez le Chat.

Chez le *Chat adulte* (extrême queue du pancréas) nous pouvons

(1) Flint étudie les dispositions générales par une méthode originale, due à Spalteholz, et qu'il a décrite in *Bull. John Hopkins Hospital*, 1902 (vol. XIII), en faisant digérer par la pancréatine de larges fragments de glande préalablement fixés par le mélange de van Gehuchten, puis en les observant par transparence.

confirmer la description d'Opie, à ceci près que nous trouvons ses « lobules » encore moins individualisés que sa description ne le laisserait supposer (*fig. 1*), et que dans chacun d'eux (là où ils sont le mieux individualisés tout au moins), nous rencontrons très souvent plusieurs îlots de Langerhans (3 à 6 et davantage), qui sont loin d'être régulièrement centraux, parfois très voisins des bords. Ces « lobules » ont en général de 1/3 à 3/4 de millimètre d'épaisseur, et de 3/4 à 1 1/2 millimètre dans leur plus grand diamètre. Les « groupes de lobules » lenticulaires, déformés par pression réciproque (souvent cunéiformes), ont en moyenne 1 millimètre d'épaisseur, sur 1 1/2 à 3 millimètres dans leur plus grand diamètre.

Chez l'*Homme adulte* (supplicié) nous isolons comme précédemment, par la dissection, des lobules irrégulièrement polyédriques de formes diverses, mais le plus souvent aplatis en lentilles à facettes multiples ou en coins, et qui méritent par conséquent le nom de *lobules cunéiformes* que leur a donné Renaut. Leurs dimensions sont généralement de 2 à 6 millimètres en largeur et de 1 à 3 en épaisseur, avec de très grandes variations et irrégularités. Quelques-uns peuvent être géminés ou partiellement soudés. Mais le plus souvent ils constituent une unité bien nette, la seule qui soit isolable sans rupture : c'est donc pour nous le *véritable lobule*. Il correspond au « groupe de lobule » d'Opie, chez le Chat comme chez l'Homme, au « lobule primitif » (divisible en secondaires) de Flint. Chez l'homme.

A sa surface on aperçoit souvent, soit des lobes, soit de fins sillons où l'on engage parfois le scalpel, croyant encore pouvoir dédoubler le fragment, mais on est généralement arrêté avant d'atteindre le centre. Pour apprécier la valeur des minces cloisons de refend qui les pénètrent et des parties que séparent celles-ci, nous avons isolé un certain nombre de lobules, que nous avons débités en coupes sériées. Le lobule cunéiforme isolable, est décomposable en *lobulins* incomplètement séparés.

Le plus petit et le plus simple (*fig. 2, F*) avait comme dimensions respectives 1 — 2,62 — et 3 millimètres; il ne montrait que huit ou neuf cloisons de refend dirigées sans ordre. La plupart ne s'y enfonçaient qu'à peine, déterminant une lobation tout à fait superficielle et extrêmement irrégulière. Quelques-unes pourtant, souvent ajourées, allaient jusque vers le centre, déterminant quelques lobes mieux limités, mais encore très incomplètement individualisés. Sur les coupes successives, chacun de ces lobes peut apparaître, suivant les points, sous l'aspect d'une petite masse lobulaire complètement encerclée de tissu conjonctif (coupe tangentielle), ou au contraire comme un simple accident de surface entre deux cloisons de refend à peine péné-

trantes. Sur des lobules plus gros (*fig. 2, A, B, C, D, E*) la lobation est analogue, mais généralement plus profonde (il en est de même chez le Chat). Ce sont ces lobes qu'Opie, Flint désignent sous le nom

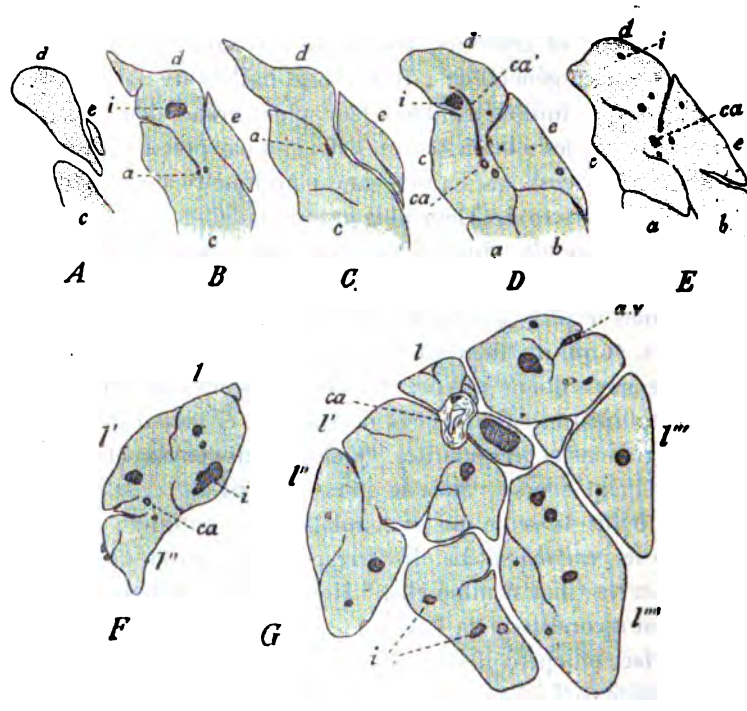


Fig. 2. — **Homme adulte. — Lobules isolables.**

F, l'un des plus petits, très incomplètement divisé en trois lobulins *l, l' l''*, — *ca*, canal, *i*, ilot géant ; — G, l'un des plus gros : nombreux lobulins, dont cinq (*l, l'* et les deux petits plus à gauche) s'insèrent comme des folioles sur le canal intralobulaire (*ca*) prêt à sortir du lobule ; — les autres *l'''*, *l''''*, etc., se montraient plus ou moins soudés les uns aux autres sur les coupes suivantes ; ici même soudure de *l' l''* ; — les plus gros *l''''* tendent à s'isoler et à faire de petits lobules indépendants comme F ; — une glandule pancréatique dans la paroi du canal ; — A, B, C, D, E, cinq coupes de la moitié antérieure d'un lobule, choisies dans une série, et montrant les aspects successifs revêtus par trois lobulins *c, d, e*, d'abord complètement indépendants en apparence ; — *ca*, canal intralobulaire ; *ca'*, collecteur du lobulin *d* ; — *i, i', ilots* ; (toutes les plages striées) ; — *a, v*, artères et veines.

Même grossissement et même échelle que figure 1.

de lobules. Ne pouvant les considérer comme des *unités indépendantes*, nous préférons les appeler simplement *lobulins* (1), car ils sont absolument comparables aux lobulins de Grancher, subdivisions incom-

(1) Ils correspondent, semble-t-il bien, à ce que Renaut a appelé les *ilots pancréatiques*, mais ce terme prête à confusion avec les ilots de Langerhans, ce qui nous empêche de l'adopter.

plètes du lobule pulmonaire. Nous réserverons le nom de *lobule* (élémentaire isolable) au « groupe de lobules » d'Opie. Nous nous associons ainsi à la manière de voir de Renaut, pour qui le lobule est « un tout indissociable par les méthodes de dissection », mais comprend « comme le lobule pulmonaire un certain nombre d'unités glandulaires répondant chacune à une branche de végétation de la glande à l'intérieur du lobule cunéiforme ». Cela s'accorde assez bien aussi avec l'ancienne description d'Arnozan et Vaillard (1884), qui voient au centre du lobule le canal entouré d'une zone conjonctive délicate d'où partent de fines cloisons allant se confondre au tissu interlobulaire périphérique.

Il est vrai que les lobulins sont souvent mieux individualisés. Dans les gros lobules (*fig.* 2, *G*), nous trouvons en effet généralement des cloisons plus pénétrantes, dont un grand nombre s'enfoncent en rayonnant jusqu'au voisinage du centre (1) dont quelques-unes même vont s'insérer jusque sur la paroi du canal intralobulaire principal. Sur une coupe bien dirigée, on dirait alors autant de folioles rayonnantes, mais soudées à leur base par leur parenchyme et quelquefois par le canal seul. Le lobule apparaît alors dans son ensemble sous un aspect mûriforme, ou comme une courte grappe de lobulins (6 à 20 et plus), plus ou moins complètement individualisés, de 1 à 2 1/2 millimètres de diamètre (2), pénétrés encore souvent à leur tour jusqu'à une faible profondeur par quelques fines cloisons de refend (3). On conçoit que quelques-uns de ces lobulins puissent devenir complètement libres, et constituer alors de véritables petits lobules isolables. Tel était probablement le cas du premier décrit *F* (4).

Ainsi compris le *lobule pancréatique* de l'Homme est, comme le dit Flint, moins régulier que celui des glandes salivaires. Il reçoit en général un seul canal intralobulaire de 1/2 millimètre de diamètre **Plan du lobule.**

(1) Très souvent jusqu'au centre chez le Chat, rejoignant un espace conjonctif intralobulaire ici très marqué. Chez cet animal la fragmentation commence même de préférence par le centre, et les fentes interlobulinaires, disposées en étoile dont les rayons s'allongent, gagnent peu à peu vers la périphérie où les lobulins restent souvent soudés (*fig.* 1, *B*). Chez l'Homme au contraire les cloisons de refend sont généralement centripètes.

(2) Certains lobules s'égrènent en partie ou en totalité en une véritable poussière de lobulins plus petits de 1/3 à 3/4 de millimètre.

(3) Comme nous le verrons plus loin, nous trouvons, à l'inverse de ce que dit Opie, chaque lobulin de l'Homme (même dans la tête du pancréas) plus riche en général en îlots de Langerhans que celui du Chat dans l'extrême queue (jusqu'à 13 et 17 îlots généralement dispersés dans toute son étendue).

(4) Il y a donc entre lobule et lobulin une série de transitions ; l'irrégularité de lobulation correspond à l'irrégularité de ramification des canaux. Mais en général entre deux lobulins il y a des soudures plus ou moins larges, entre deux lobules elles sont assez exceptionnelles ou peu importantes.

extérieur au plus (mesuré sur coupes après fixation à l'alcool), pénétrant par une sorte de hile très peu accentué, et le parcourant selon son axe, en donnant une ou plusieurs collatérales d'ordres divers pour chaque lobulin, puis des terminales. Les artérioles et les veinules, marchant généralement ensemble, abordent le lobule en des points très divers, par des branches multiples suivant souvent les cloisons de refend, et s'y ramifient irrégulièrement. Il est rare chez l'Homme, — habituel au contraire chez le Chat (Opie, Laguesse), chez le Poulet (Renaut), — qu'un vaisseau de diamètre notable accompagne le canal intralobulaire principal (1). Entre deux lobulins voisins on constate assez souvent, même en l'absence de soudures, des échanges de petits canaux ou de petits vaisseaux, passant directement de l'un à l'autre, en traversant perpendiculairement la mince cloison conjonctive, fait qui plaide contre l'indépendance de ces lobulins. Mais il ne faut pas oublier que la lobulation est chose secondaire, et peut se comporter différemment d'une espèce animale à l'autre ; notre nomenclature s'adapte encore fort bien au Chat, elle peut être mauvaise ailleurs ; l'essentiel pour l'instant est, nous semble-t-il, de fournir chez l'Homme une base plus précise aux anatomo-pathologistes (2).

(1) Le lobule pancréatique forme chez le Poulet, comme le dit Renaut, une « unité circulatoire ». Mais si cette loi est encore applicable au Chat, elle ne l'est généralement plus à l'Homme.

(2) Pour la disposition générale du tissu conjonctif relativement au lobule, voir le dernier chapitre.

CHAPITRE II

LES CANAUX EXCRÉTEURS

Ramification irrégulière.

Le canal de WIRSUNG traverse la glande dans toute sa longueur, formant à peu près son axe, et avec un mode de ramification particulier, bien décrit par HENLE (1871), qui le compare à celui du sapin. Du tronc, dans toute son étendue, partent en effet une foule de branches de longueur décroissante, dirigées à peu près à angle droit. Ces branches (*fig. 3*) se ramifient de façon irrégulière, non dichotomique (1) (ramification collatérale) en des canaux de plus en plus fins, qu'il est difficile de suivre sur les préparations non injectées. CHARPY (2) par la radiographie, REVELL (1902) par la corrosion, ont montré la gracilité relative et la richesse de ce système excréteur (3).

Division en canaux gros, moyens et petits.

La plupart des auteurs parlent de canaux gros, moyens et petits, mais sans les définir. Évidemment les caractères qui peuvent servir à les différencier sont variables suivant les espèces animales. Chez l'Homme, nous proposerons de ne considérer comme gros que les deux canaux collecteurs (C. de WIRSUNG et C. de SANTORINI), et celles de leurs branches primaires et secondaires qui ont plus d'un demi-milli-

(1) C'est-à-dire qu'il en naît, tout le long de leur parcours, des rameaux collatéraux de tous ordres, les uns très petits, les autres gros. Voyez par exemple DOGIEL (1893) (*fig. 3*), LAGUESSE (1899-*b*, 1902-*d*). Pour le nombre et les dispositions générales des canaux pancréatiques chez les différentes espèces, voyez OPPEL (1900-*a*).

(2) Dans POIRIER et CHARPY, *Anatomie humaine*, 1900.

(3) TIEDEMANN (1819, d'après OPPEL) a signalé l'existence d'un réservoir sur le canal pancréatique chez le Phoque; MAYER (1815, OPP.), GAGE OF CORNELL (1879, OPP.), enfin MILLER (1902) ont retrouvé en certains cas un réservoir analogue chez le Chat. Pareille disposition existe chez les Téléostéens (L. 1895-*d*).

mètre de diamètre extérieur, c'est-à-dire en général les *conduits interlobulaires*.

Les gros canaux.

Les **gros canaux** ainsi compris sont des tubes à paroi mince, blanchâtre, s'affaissant facilement (Kœlliker, 1868; Robin, 1875; Sappey, 1879, *Traité*). Ils sont constitués par une *paroi conjonctive*, ou tunique propre, intérieurement tapissée d'un *épithélium*.

Leur structure : 1° Couche conjonctive.

La *couche conjonctive*, très marquée d'après Pischinger (1895) chez certains animaux (Brochet, Crapaud, Tortue, Souris, Cheval, Chat), a encore une certaine épaisseur chez l'Homme, où nous la trouvons de 280 à 400 μ pour le canal de Wirsung près de son embouchure, de 100 à 250 μ pour les plus fins canaux interlobulaires.

Trame conjonctive et élastique.

Elle est essentiellement constituée par une trame de *fibres conjonctives* à directions variées (longitudinales, obliques et circulaires), assez différente d'aspect selon les espèces. Kœlliker (1868) a montré qu'elle contient des *fibres élastiques*; Giannelli (1898-*a*), par l'orcéine, les trouve abondantes chez le Chien, longitudinales ou plutôt légèrement obliques, anastomosées en un réseau continu, et plus nombreuses dans les parties superficielles (internes).

Divisible en deux couches.

Plusieurs auteurs ont distingué *deux couches* dans cette tunique, une externe plus lâche, une interne plus dense [Salter (1859, d'après Pischinger), Henle (1871), W. Krause (1876), Toldt (1888), H. Steiner (1892, Homme), Pischinger (1895), Giannelli (1898-*a*)]. Steiner considère l'interne comme une muqueuse, l'externe comme une sous-muqueuse. Pischinger fait remarquer que la distinction en deux couches n'existe pas chez tous les animaux; en revanche il en décrit une troisième, de nouveau plus lâche, pauvre en fibres, immédiatement sous-épithéliale (1). Ranvier (1886) signale des crêtes longitudinales saillantes à l'intérieur du canal chez le Lapin. Renaut (1899, Poulet), Weber et Ferret (1903, Canard), décrivent et figurent des « plis » longitudinaux épais chez les Oiseaux.

Présence de fibres musculaires chez certains Vertébrés.

Dans certains groupes de Vertébrés, la présence de *fibres musculaires lisses* n'est pas douteuse. Ainsi, *chez les Oiseaux*, Eberth (1863, d'après W. Krause) en signale de nombreuses. Renaut (1899) en décrit chez le Poulet une double assise extérieure, à disposition plexiforme (2). Nous retrouvons une structure analogue chez le même ani-

(1) D'après lui, Klein (1882) donnerait quelques détails sur la continuation graduelle de la couche externe avec le tissu interstitiel.

(2) Renaut y signale en outre de petits amas lymphoïdes ou de petits follicules clos.

mal (1). Weber et Ferret (1903) voient de même chez le Canard une « musculeuse épaisse » à fibres pour la plupart circulaires. Eberth (1863, d'après Krause) en signalait aussi chez la Carpe.

Chez les *Mammifères*, la présence des fibres lisses est très discutée, et il est évident qu'il y a de grandes variations spécifiques. Un grand nombre d'auteurs les rejettent ou n'en parlent pas. Pourtant Tobien (*Thèse Dorpat*, 1853, d'après Pischinger), Eberth (1863, Chat, d'après Krause), Ch. Robin (1876), Pouchet et Tourneux (1878), en signalent d'assez abondantes dans le même canal, chez certaines espèces tout au moins. Ranvier (1886) en voit quelques-unes chez le Lapin. Ellenberger (1887) les rencontre en général chez les animaux domestiques. Steiner (1892), chez l'Homme, trouve dans la couche interne des fibres lisses éparses ; à la périphérie du canal elles se condenseraient en une véritable couche plus dense (fibres la plupart circulaires) qu'il considère comme une sorte de musculeuse. Pischinger (1895) croit en voir en faisceaux isolés longitudinaux chez la Souris, en faisceaux circulaires réunis en une très mince couche chez le Hérisson, le Chat, le Chien et l'Homme (enfant). Kantorowicz (1899) en mentionne de nombreuses chez le Cheval, dans les couches externes ; Helly (1898, 1899) chez l'Homme, Fichera (1903) chez le Chien, en voient quelques-unes seulement.

Au contraire, Leydig (1866), Henle (1871), Kœlliker (1868), Langerhans (1869), Latschenberger (1872), Arnozan et Vaillard (1884), etc., n'ont pu en rencontrer (2). Giannelli (1898-*a*) n'en trouve ni chez le Chien, ni chez le Rat, mais en voit des faisceaux longitudinaux chez le Chat. Renaut (1879) ne peut retrouver même chez les grands Mammifères (Cheval) celles qu'il a décrites chez les Oiseaux.

Dans les canaux de 1 mm. de diamètre extérieur (après fixation) nous trouvons, *chez le Mouton*, des faisceaux de fibres lisses obliques ou longitudinaux, distribués de façon très variable, généralement épars, mais assez abondants en quelques points pour donner l'impression d'une couche plexiforme peu serrée, discontinue, située peu profondément au-dessous de l'épithélium et tendant ainsi à diviser la tunique propre en deux couches, l'interne un peu plus dense. Fibres conjonc-

(1) Les petits faisceaux de fibres, généralement longitudinaux ou obliques, nombreux dans toute l'épaisseur de la tunique propre, se condensent extérieurement en une couche à peu près continue.

(2) Leydig cite Tobien, mais paraît douter ; d'une façon générale, il n'a pas trouvé de fibres lisses dans la charpente du pancréas. Latschenberger n'a pas vu de fibres mais pourtant les noyaux en bâtonnet considérés comme caractéristiques.

tives, réseau élastique et cellules affectent une direction générale longitudinale.

Chez l'homme (supplicié) nous trouvons dans le canal de Wirsung légèrement aplati, à trois ou quatre centimètres de son embouchure, une tunique propre (280 à 400 μ d'épaisseur) essentiellement constituée de fibres conjonctives mélangées à un petit nombre de cellules et renforcée de fibres élastiques. On peut y distinguer deux couches principales d'épaisseur à peu près égale, se continuant insensiblement : *une externe plus lâche*, à faisceaux presque tous longitudinaux, aplatis et réunis par un peu de substance amorphe dense en une série de minces lamelles concentriques, avec quelques plans alternants à fibres circulaires, — *une interne dense*, à fibres et faisceaux arrondis entrecroisés, plexiformes, à direction longitudinale et oblique encore prédominante (1). Enfin, tout en dedans, les fibres deviennent plus fines, se raréfient peu à peu et font généralement défaut ou viennent se perdre dans une troisième et mince couche interne, superficielle, d'épaisseur inégale, à peine visible par places. Elle est constituée par d'abondantes cellules conjonctives claires, souvent très allongées, noyées dans une gangue de substance amorphe (exoplasme commun) qui forme une mince coque à chacune d'elles et dont la lamelle la plus superficielle représente une sorte de membrane propre (2) ; ou plutôt cette couche tout entière est analogue à une membrane propre épaissie, très riche en cellules (endoplasmes) et se continuant insensiblement avec le tissu sous-jacent. Par places cette couche s'épaissit pour former de petites crêtes longitudinales analogues à celles signalées par Ranvier (1886) chez le Lapin.

Par la fuchsine-résorcine de Weigert, on met facilement en évidence un très riche réseau de *fibres élastiques* de tous ordres, irrégulièrement épaissies par places, et à travées pour la plupart longitudinales ou obliques. Ce réseau se densifie dans la couche externe, où il s'ordonne davantage par plans, dont certains deviennent transversaux. Les fibres les plus fines viennent se perdre dans la mince couche cellulaire superficielle qui en est à peu près totalement dépourvue.

Quant aux *fibres musculaires lisses*, nous ne les trouvons qu'en très petit nombre, par faisceaux épars, généralement longitudinaux. Tout à la périphérie, on voit par places un assez grand nombre de noyaux

(1) C'est donc à tort que Remy (1889) décrit le canal comme essentiellement formé de fibres conjonctives circulaires.

(2) L'existence d'une membrane propre est mise en doute par Pischinger (1895), par Carlier (1896). Le premier ne voit pas de limites nettes, et souvent les capillaires sous-jacents s'enfonceraient un peu, en les écartant, entre les cellules épithéliales.

allongés, dirigés transversalement et offrant l'aspect en bâtonnet ; mais la plupart d'entre eux représentent simplement la coupe optique de noyaux conjonctifs très aplatis ; ils ont pu tromper STEINER (1).

Comme l'indique LANGERHANS (1869), la tunique propre est assez riche en vaisseaux sanguins.

2° Épithélium des gros canaux : prismatique, généralement simple.

L'Épithélium des gros canaux est prismatique simple. Pourtant chez les gros animaux il peut être plus compliqué. Ainsi KANTOROWICZ (1899) le décrit et le figure prismatique stratifié dans le canal de Wirsung du Cheval. Ses éléments ont, d'après KŒLLIKER (1868, Homme) 13 à 18 μ de hauteur sur 4 à 5 de largeur, d'après STEINER (1892) 16 μ ou un peu plus. Nous trouvons cette hauteur assez inégale, pouvant par places atteindre et dépasser 20 μ, et tout à côté descendre à 10 (Homme, canal de Wirsung et principales branches).

Deux sortes d'éléments.

On y a décrit : 1° des *cellules prismatiques* ordinaires, généralement prédominantes ou même seules présentes ; 2° des *cellules caliciformes*.

Cellules caliciformes.

A 1 centimètre de son embouchure, RANVIER (1886) trouve le canal pancréatique du Lapin entièrement tapissé de *cellules caliciformes;* H. STEINER (1892) en signale à l'état tout à fait épars dans le canal de Wirsung de l'Homme. BŒHM et DAVIDOFF (1895), HELLY (1898) font la même constatation (Homme) ; le dernier les retrouve en outre dans le canal de Santorini. PISCHINGER (1895) les voit à l'état également épars chez le Cobaye, le Lapin. GIANNELLI (1898-*a*) ne peut les rencontrer chez le Chien, le Chat, le Rat. VON EBNER (1897) n'en voit pas non plus chez le Chien, ni chez le Chat, mais les retrouve éparses, assez nombreuses, chez le Lapin et le Cobaye. RENAUT (1899) fait une constatation analogue (absence chez le Chien ; toutes caliciformes, en certains points au moins, chez le Lapin).

(1) Il existe pourtant des points bien plus riches en fibres musculaires. Ainsi HELLY (1898, 1899) a particulièrement étudié la *terminaison du canal* au niveau de l'ampoule de Vater, et en a donné de bonnes figures. Il ne signale dans le canal de Wirsung et dans le cholédoque que les fibres éparses. Mais au niveau de leur terminaison, chacun de ces conduits se munit d'un petit sphincter constitué par un mélange de faisceaux circulaires, longitudinaux et obliques. Presque aussitôt (après un trajet un peu plus long, 1 à 2 centimètres, sur le cholédoque) les deux sphincters se confondent en un seul dont les différents faisceaux s'entrelacent en huit autour des deux conduits. Ces sphincters se continuent avec la musculeuse intestinale et la *muscularis mucosæ*, mais constituent un petit appareil qui a son individualité propre. ODDI (1887) avait signalé le premier le fait sur le cholédoque, et montré que, quand le canal de Wirsung débouche séparément, il possède aussi un anneau musculaire. HELLY en retrouve également un petit autour du canal de Santorini. C'est donc une disposition générale, et on peut considérer le sphincter commun comme formé par la fusion de deux sphincters propres. Indépendamment de HELLY, et un peu avant lui semble-t-il, LETULLE et NATTAN-LARIER (1898) décrivaient et figuraient la région d'une façon assez analogue. Les deux canaux, disent-ils, dissocient les couches musculeuses et leur empruntent des trousseaux contractiles qui leur servent de sphincter, formant une couronne musculaire commune et une cloison intermédiaire.

Il y a donc de grandes variations spécifiques, d'autres selon le point examiné : les caliciformes, quand elles sont présentes, paraissent diminuer de nombre à mesure qu'on s'éloigne du point d'abouchement.

Chez le Mouton nous pouvons voir ces éléments bien nets, à large calice renflé, s'égrener non seulement dans les gros canaux, mais encore, de place en place, jusque dans les conduits d'un dixième de millimètre et même moins.

En revanche, nous n'en rencontrons que de façon exceptionnelle *chez l'Homme*, même près de l'abouchement dans l'intestin. Nous trouvons seulement par places et souvent par groupes, des cellules prismatiques à extrémité non élargie, excavées en un très petit calice, qui représente pour nous l'un des stades de la sécrétion spéciale de cet épithélium. (V. plus loin.)

Chez la Grenouille, Pischinger (1895) signale l'existence d'un épithélium à bordure ciliée.

Cellules prismatiques ordinaires.

A part ces exceptions, le revêtement épithélial est essentiellement constitué par des *cellules prismatiques* ordinaires. Ces éléments vont peu à peu diminuant de hauteur, mais on peut les suivre au loin jusque dans les canaux moyens, où ils présentent des caractères peu différents. Nous examinerons donc simultanément les propriétés de l'épithélium prismatique des gros et moyens canaux.

Les noyaux sont un peu rejetés du côté de la base, tous à peu près à la même hauteur, formant ainsi une couronne assez régulière à distance autour de la lumière. Ils sont généralement ovalaires, à grand diamètre dirigé selon l'axe du prisme, et d'autant plus allongés que la cellule est plus haute et plus mince. Nous trouvons comme dimensions à peu près extrêmes chez l'Homme 7 μ sur 4 pour les plus larges, 12 μ sur 3 pour les plus longs. Relativement foncés, ils montrent généralement un réseau de linine assez serré avec nombreux grains de chromatine et souvent un ou plusieurs petits nucléoles.

Bandelettes obturantes, centrosomes.

A la surface, on met facilement en évidence, entre les sommets des cellules, par l'hématoxyline au fer surtout, ces cadres vivement colorés qu'on a d'abord décrits dans divers épithéliums sous le nom de bandelettes de ciment (Kittleisten), puis avec Bonnet (1895, *Deutsche medic. Wochenschrift*) sous celui de *bandelettes obturantes* ou *baguettes limitantes* (Schlussleisten). Zimmermann (1898) les a particulièrement décrites et figurées dans le pancréas humain (*fig.* 6 et 32). Le même auteur représente, vers le milieu de l'extrémité superficielle des cellules, un court bâtonnet (décomposable parfois en une chaînette de grains)

qu'il considère comme un groupe de *corpuscules centraux* incomplètement différenciés (centrosomes, ou plutôt centrioles, d'après les données actuelles, *fig.* 6). Le bâtonnet touche à la surface (à moins qu'il n'existe une gouttelette de sécrétion), et de ses deux extrémités se déta-

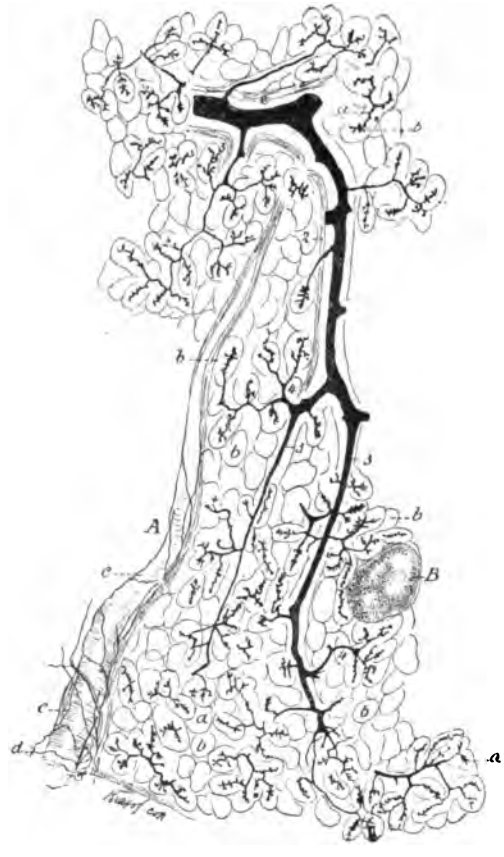


Fig. 3.— Pancréas de l'Homme adulte par la méthode de Golgi, d'après Dogiel (1893). *Mode de ramification des canaux.*

A, parenchyme exocrine; —B, îlot de Langerhans; — 2, 3, 4, canaux excréteurs de 2e, 3e, 4e ordre; — *a*, lumières intracineuses et capillaires de sécrétion: — *b*, acini: — *c*, artère; — *d*, nerfs.

cherait un très fin filament, flottant d'un côté dans la lumière, se perdant de l'autre dans le cytoplasme. Ce serait une sorte de flagellum central analogue à celui qu'il a décrit dans les cellules du rein, mais réduit ici au minimum. Chez les Ophidiens, chez l'Homme, nous

mettons facilement en évidence les baguettes limitantes. Nous voyons parfois vers le milieu de la surface cellulaire un point (Ophidiens) ou un bâtonnet légèrement courbé ; mais nous ne saurions affirmer que ce soit un corpuscule central ; nous n'avons pu voir le flagellum.

A la surface, WIEHEN (1862, d'après PISCHINGER) a encore décrit une sorte de bordure claire, qu'il semble considérer comme une couronne de bâtonnets (1). Nous y voyons plutôt (Homme), autour de chaque élément, une sorte de collerette, quelquefois très basse et assez régulière, souvent haute et inégalement déchiquetée, dont la présence nous semble s'expliquer par les faits auxquels nous arrivons.

L'épithélium des canaux gros et moyens est nettement sécréteur.

LAWDOWSKI (d'après PISCHINGER), MERKEL (1883), SOLGER ont considéré les canaux des glandes salivaires en général comme *sécréteurs*, fournissant (MERKEL) un liquide destiné à la dilution de la sécrétion des acini. Certains faits prouvent qu'il en est de même dans le pancréas.

PODWYSSOTZKI (1882) voit l'extrémité libre des cellules proéminer dans la lumière en forme de dôme. PISCHINGER (1895) a signalé, chez tous les Mammifères où il les a cherchées, la présence de granulations très fines dans la zone apicale des cellules des gros et moyens canaux. Il les figure particulièrement chez le Cheval. Par la fixation au liquide de Flemming l'extrémité de ces cellules, qui bombe dans la lumière, est en outre très foncée. D'autres fois cette coupole est constituée par une substance au contraire plus claire, éosinophile, moins nettement granuleuse. Pour lui, il s'agit là évidemment d'un produit de sécrétion (2).

Granulations.

De même ZIMMERMANN (1890), KANTOROWICZ (1899) constatent l'existence d'un dôme clair superficiel, qui, pour le premier, représente une gouttelette de sécrétion.

Nous avons trouvé plus tard, chez différentes espèces, des images analogues. Chez la Vipère (LAGUESSE, 1901), les granulations apicales sont très nettes, très vivement colorables par l'hématéine après fixation au formol, souvent limitées à une mince zone superficielle. Chez le Chien (WERTHEIMER et LAGUESSE, 1901), la sécrétion vient sourdre des cellules, lors de l'excitation réflexe, sous formes d'énor-

(1) *Ein luminæser Stäbchensaum, der von oben gesehen als ein Punktkranz am Zellrand erscheint* (PISCHINGER, 1895).

(2) Il décrit le liquide sécrété homogène, brillant, éosinophile dans les petits canaux (généralement pourtant décomposable en grains a un examen plus approfondi), nettement granuleux plus loin. Il croit déjà que le liquide déversé par l'épithélium vient écarter ces grains, qu'il considère à tort comme des grains de zymogène. Le plus souvent, croyons-nous, le grain de zymogène est liquéfié, mêlé aux voisins à sa sortie de la cellule, et le granulé qu'on trouve dans les canaux moyens est un précipité de coagulation beaucoup plus fin.

mes vacuoles claires qui se mélangent au suc contenu. Celui-ci, dans les acini et les petits canaux, se montre sous forme d'un cylindre remplissant la lumière ou légèrement rétracté par la coagulation, et gardant alors à sa surface l'empreinte négative des coupoles épithéliales, comme l'a déjà fait remarquer Pischinger. Ce cylindre est très réfringent, blanchâtre à la façon de la myéline, homogène, souvent bossué à la surface, brunissant comme les grains de zymogène par l'acide osmique (L., 1894-*b*), se teignant vivement comme eux par l'hématoxyline au fer, le violet de gentiane, la safranine. Dans les canaux moyens il se colore beaucoup moins, perd son homogénéité, se rétracte. Enfin, dans les gros canaux, on ne trouve plus que les débris d'un coagulum très finement granuleux et très peu colorable. « Très visiblement le suc pancréatique, presque exclusivement constitué par la substance des grains de zymogène au sortir de la cellule, s'est fortement dilué à mesure qu'il avançait dans les canaux de moyen et de gros calibre. A l'inverse de la cellule à zymogène, l'épithélium de ces canaux a donc une sécrétion abondante très fluide, et relativement pauvre en principes coagulables (par l'acide osmique, le formol, le sublimé). » (W. et L.). Après l'excitation réflexe, les lumières des acini sont presque vides ou ne renferment qu'un mince filet de sécrétion, les canaux moyens et gros sont au contraire distendus par un secretum presque incolore. Ce sont donc leurs cellules (centro-acineuses comprises) qui paraissent surtout sécréter sous l'influence réflexe, donnant l'eau et les sels destinés à diluer le suc, et probablement aussi le ferment diastasique (amylopsine). Dans les cellules des canaux on trouve en outre des vacuoles remplies d'une sécrétion spéciale, contenant une substance graisseuse colorable par la safranine et facilement soluble. D'une façon un peu analogue à ce qu'a montré Kowalewsky pour les glandes salivaires, les conduits d'un certain calibre reçoivent d'ailleurs tout le long de leur trajet de nombreuses petites artérioles spéciales, longitudinales, se résolvant immédiatement au-dessous de l'épithélium en un réseau capillaire un peu moins serré que celui des acini.

Vacuoles.

Dilution du suc pendant son cheminement dans les canaux.

Chez le Naja (Laguesse, 1902-*d*), la zone apicale de la cellule est foncée après l'emploi des liquides osmiés, mais le sommet, proéminant en coupole, est souvent occupé par une large gouttelette de sécrétion qu'on voit se former par la réunion de vacuoles plus petites. En parcourant l'arbre excréteur, on assiste à une modification, à une dilution analogue du suc contenu, auquel on voit sur les bords se mélanger des gouttelettes claires provenant des cellules limitantes.

FICHERA (1903), chez le Chien, a retrouvé des images analogues. Il voit les gouttelettes former un dôme clair puis se détacher. Il croit à une sécrétion capable de convertir le préferment pancréatique (zymogène) en ferment (zymase) (1). D'après lui, cette sécrétion serait la seule qui, dans le pancréas, subirait l'action de la rate. Elle serait diminuée et perdrait une partie de ses propriétés chez les animaux dératés.

Cette sécrétion accessoire est, chez l'Homme, chargée d'une mucine spéciale.

Chez l'Homme, l'emploi du mucicarmin nous a montré récemment en outre l'existence de la *mucine* dans l'épithélium des canaux (2). En l'employant seul, on obtient une coloration élective exclusive des portions mucipares. Or, le contenu des canaux est teinté de rose, avec une bordure et des débris rouges à la surface de l'épithélium. Dans les cellules, la zone superficielle seule, qui apparaît plus foncée, plus granuleuse et plus dense par tous les réactifs, forme un liseré vivement coloré en rose, et cette coloration, un peu diffuse, peut s'étendre jusque vers le noyau en diminuant graduellement. Par places l'extrémité apicale est surmontée d'une gouttelette également colorée mais non granuleuse, formant dôme. Ailleurs elle est envahie quelquefois jusqu'au noyau par un grand nombre de gouttelettes plus petites, vivement colorées, dont l'ensemble forme une sorte de petit calice temporaire (3), souvent ouvert à la surface. Les collerettes sont pour nous les restes flottants des parois de ces calices et des dômes, quand ils ont crevé pour expulser leur sécrétion. Au-dessous d'eux un trait net reconstitue la limite superficielle de la cellule; la couche de cytoplasme immédiatement sous-jacente se fonce, et recommence à se teinter diffusément en rouge. Les éléments simultanément au même stade sont épars ou forment de petites plages.

En présence de tous ces faits, la formation dans les canaux excréteurs d'une sécrétion diluante, accessoire, complémentaire, plus ou moins chargée de mucine, ne nous paraît pas douteuse.

Glandules dans la paroi des gros canaux.

Glandules des canaux. — Depuis longtemps déjà KIERNAN (1833, d'après HENLE, 1871) avait signalé sur le canal pancréatique la présence, à l'état inconstant et sans ordre régulier, de « follicules »

(1) C'est peu probable, étant donné ce qu'on sait aujourd'hui sur l'enterokinase (voir chap. VI), et sur l'inactivité du suc pancréatique aseptiquement recueilli dans le canal (DELEZENNE).

(2) Déjà le mélange de bleu d'aniline et d'orange de Mallory teinte légèrement en bleu la zone apicale.

(3) Il ne semble pas que l'acte sécrétoire aille toujours jusqu'à la formation d'une excavation. Ce ne sont d'ailleurs pas, à proprement parler, de véritables cellules caliciformes; le calice est peu profond, étroit, non renflé, mal limité dans sa partie profonde, où les gouttelettes constituantes s'écartent l'une de l'autre; il nous paraît être une formation très éphémère, comparé aux grosses caliciformes du Mouton.

analogues à ceux du cholédoque. E.-H. Weber (*Annotationes anatomicæ*, fasc. II, p. 188, d'après Henle) y avait également observé de semblables appendices en cœcum. Verneuil, en 1851, y signale des « grains glandulaires ».

« Dans l'épaisseur du canal de Wirsung et de ses branches principales, on trouve, dit Kœlliker (1868, — et dès 1854 in *Mikroskop. Anat.* d'après Pischinger) de petites glandes en grappes, de 130 à 180 μ de diamètre, dont les vésicules ont de 34 à 35 μ. » D'autre part, Leydig (1857 (1), 1866, et dès 1853 in *Anatomisch-histol. Untersuch.*), décrit et figure chez l'Esturgeon le canal pancréatique comme engainé d'une couche continue formée de grains glandulaires juxtaposés. Chez le Pigeon, il ne trouve plus que « de distance en distance, de petits nodules qui se révèlent au microscope comme des portions de glande pancréatique » ; enfin, chez les Mammifères, ils sont plus petits encore.

Eberth (1863, d'après Pischinger), Latschenberger (1872) chez le Bœuf mais non chez le Lapin, Frey (1877), Turner (1877, d'après Oppel), chez l'Homme, Gibbes (1884) chez le Cobaye, Ranvier (1886) chez le Lapin, les retrouvent également. Pour Gibbes elles sont nombreuses chez le Cobaye, où elles forment un cercle complet autour de la première portion du canal de Wirsung. Les auteurs plus récents paraissent généralement d'accord sur leur existence (2). Il n'en est plus de même si l'on passe à leur structure et à leur signification.

Elles sont muqueuses pour les uns, pancréatiques pour les autres.

On les considéra tout d'abord comme des glandes muqueuses. C'était du moins l'opinion de Kiernan, puisqu'il les assimilait aux diverticules du cholédoque, auxquels il attribuait une sécrétion muqueuse.

Puis Kœlliker, y voyant des grains analogues à ceux des cellules pancréatiques (grains qu'il considérait alors comme de la graisse), mais moins nombreux, tendit à les rapprocher des acini (1868) (3). Leydig surtout abondait en ce sens. La gaine glanduleuse du canal de l'Esturgeon était formée pour lui de tissu pancréatique ; et les nodules disséminés du Pigeon, nettement de même nature, ne lui apparaissaient que comme un vestige de cette gaine continue, et de même à la suite ceux des Mammifères. Ellenberger (1887) n'hésite

(1) Date de l'édition allemande ; — 1866, date de l'édition française.

(2) D'après Weber et Ferret (1903) pourtant, il n'y aurait « pas de cryptes » chez le Canard.

(3) Pourtant, d'après Henle (1871), il aurait été un moment porté, à cause de cette moindre richesse en grains, à les considérer comme muqueuses.

pas à donner le nom de pancréas accessoires (Nebenpankreas) aux glandules des canaux en général.

Au contraire, la plupart des auteurs récents les considèrent de nouveau comme des glandes muqueuses : MILNE-EDWARDS déjà (1868), FREY (1877), TURNER (1877, d'après OPP., Homme), GIBBES (1884), RANVIER (1886, Lapin), STŒHR (1887), TOLDT (1888), STEINER (1892, Homme), PISCHINGER (1895), KANTOROWICZ (1899), SZYMONOWICZ (1901)... GIBBES les décrit, chez le Cobaye, comme constituées de cellules caliciformes à réticulum protoplasmique très net. KANTOROWICZ (1899), dans le canal de Wirsung du Cheval, les figure comme d'assez larges diverticules, qu'il trouve très clairsemés par places, tubuleux, assez simples, à épithélium prismatique plus bas que dans le canal. Par l'hématoxyline suivie de brun de Bismarck, le contenu se colore en brun rouge : ce serait donc du mucus. Çà et là, quelques cellules éparses (sans se renfler) subissent de même la dégénérescence muqueuse profondément, et montrent un calice coloré en brun. Ces glandes manqueraient dans les canaux plus petits. HELLY (1898, Homme) a trouvé en plein pancréas, sur les canaux de Wirsung et de Santorini, outre les petits diverticules, de grosses « glandes muqueuses », qui peuvent dépasser l'épaisseur de la paroi pour former un lobule propre. Il considère comme démontré que les glandes prises d'abord pour pancréatiques sont muqueuses. STEINER (1892) et VON EBNER (1899) (1) reviennent tout à fait à l'opinion de KIERNAN, puisqu'ils les identifient aux diverticules du canal cholédoque. D'après VON EBNER, en effet (Homme), ce sont, elles aussi, des diverticules tortueux de 35 à 90 μ, appendices en forme de glandes (drüsenæhnliche Anhænge), à divers degrés de développement, depuis de simples sacs arrondis ou piriformes, jusqu'à de riches petites grappes. Mais STEINER les disait simplement muqueuses, VON EBNER fait une distinction. Le sommet de leurs cellules, dit-il, se colore bien par l'éosine, peu par les colorants du mucus ; dans le canal pancréatique comme dans le cholédoque ce ne sont pas de véritables glandes muqueuses, ou plutôt ce sont des glandes muqueuses d'une nature toute spéciale : PAIJKULL a montré que le mucus de la bile n'est pas du véritable mucus, mais une nucléo-albumine contenant [ou associée à] de la mucine.

RENAUT (1899) ne prend point parti entre les deux théories ; il considère les glandules en question comme des formations qui peuvent être très variables.

(1) VON EBNER étudie seulement, il est vrai, les glandes de l'embouchure du canal de Wirsung.

Ou simples diverticules indifférents.

Giannelli enfin (1898-*a*) émet une nouvelle opinion. Chez le Rat, il trouve aussi les diverticules très variés de forme et de dimensions, parfois anastomosés, souvent réduits à de simples culs-de-sac non ramifiés. Il se demande si ce sont bien des glandes; il est porté à les considérer comme de simples invaginations de l'épithélium superficiel, avec addition pourtant de quelques cellules caliciformes. Il y rencontre, chez les sujets jeunes, d'assez fréquentes caryocinèses, qui serviraient au renouvellement de l'épithélium du canal pancréatique(1). Rappelant des faits d'histogénèse que nous avons établis (1895-*c*) et sur lesquels nous reviendrons ailleurs (2e partie), il considère ces diverticules comme des « tubes pancréatiques primitifs » analogues aux canaux indifférents qui constituent d'abord la glande, arrêtés dans leur développement. Ranvier (1886) disait déjà des diverticules du cholédoque (Rat) qu'ils présentent le même épithélium que le superficiel, et sont des sortes de bourgeons offrant la plus grande analogie avec les bourgeons d'accroissement des glandes embryonnaires; il est possible qu'ils donnent du mucus, mais en faible quantité. Testut (1901, *Anatomie*) y voit également de simples cryptes sans fonction spéciale, semblables à celles du cholédoque, qui sont peut-être des rameaux biliaires abortifs.

Les auteurs ont eu sous les yeux deux objets différents.

A compulser ces descriptions diverses, il semble bien déjà que les divers auteurs n'aient pas toujours eu les mêmes objets sous les yeux.

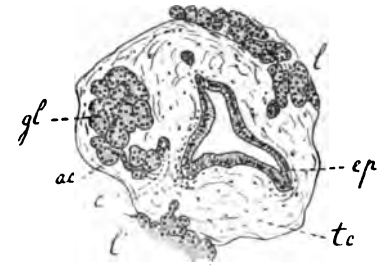


Fig. 4. — *Homme adulte* (supplicié). *Canal excréteur intralobulaire* (coupe transversale) avec *glandule pancréatique* incluse, *gl*.

ep, épithélium: — *tc*, tunique conjonctive; — le pointillé *c* indique le trajet du fin canal sur les coupes suivantes, et montre le ramuscule qui en part pour entrer dans la glandule; — *l*, *l'*, deux lobules voisins dont la pointe est plus ou moins incluse dans la paroi du canal, le supérieur avec son émissaire; — *ac*, acini. — (Zeiss. oc. I, obj. B B, camera.)

Nous avons donc fait quelques *recherches personnelles* sur ce sujet, et voici ce que nous trouvons.

L'existence de glandules pancréatiques est indiscutable chez les Oiseaux, chez l'Homme.

Chez le *Poulet*, comme Leydig chez le Pigeon, nous rencontrons souvent, dans la paroi des collecteurs principaux, des glandules petites, mais à nombreux acini serrés, qui ont la structure caractéristique du *tissu pancréatique*. Quelquefois ces glandules ne sont même que la

(1) Comme Bizzozero l'a montré dans les cryptes de Lieberkühn pour l'intestin.

pointe étirée, ou un peu séparée, d'un lobule voisin. Chez l'*Homme adulte*, des gros canaux nous voyons partir des collatérales de tous ordres. Les plus petites viennent par conséquent souvent s'épanouir (en s'y mettant volontiers à plusieurs) en de très petits lobules accolés (comme chez l'Esturgeon, semble-t-il d'après Leydig, mais ici de façon très discontinue) à la paroi du canal, quelquefois à demi encastrées dans cette paroi (1). Assez souvent, surtout sur les canaux de 1/2 à 1 millimètre de diamètre extérieur, une glandule, nettement lenticulaire, pancréatique par sa structure, à acini serrés et d'une largeur de 150 à 300 μ dans son plus grand diamètre [*fig. 4*], apparaît complètement incluse en pleine paroi conjonctive du canal. Celles que nous avons pu suivre sur coupes sériées ne se déversaient pas directement dans ce canal. Leur émissaire était un petit rameau collatéral laissé en arrière par une branche plus importante (*c*) qui traversait de part en part la paroi du gros collecteur. L'existence de glandules pancréatiques est donc hors de doute pour nous (2).

Mais il existe en outre des diverticules d'aspects très différents, irréguliers.

Mais, d'autre part, nous trouvons, bien plus fréquemment, des diverticules analogues à ceux déjà décrits, par von Ebner notamment. Ils sont en tout semblables à ceux du cholédoque. Rares et très clairsemés sur les branches secondaires, ils deviennent abondants sur les premiers segments des grosses branches primaires et surtout sur le canal de Wirsung, qu'il finissent par entourer complètement vers son embouchure. Les plus ramifiés, véritables petites glandes en grappe lâche, sont à ce niveau, bien qu'on en trouve de simples parmi eux. A 3 ou 4 centimètres de l'embouchure, ils sont irrégulièrement distribués, tantôt rares et isolés, tantôt groupés. Les uns sont de simples enfoncements irréguliers en cœcum, plus ou moins profonds, à ouverture parfois évasée; les autres au contraire se pédiculisent [*fig. 5,a*]; d'autres enfin s'enfoncent profondément et se ramifient très irrégulièrement [*fig. 5, c*]. La lumière, toujours assez large, n'est pas moins variable. Telle vaste poche, aplatie parallèlement à la surface, communiquant avec le canal par un court pédicule, n'avait pas moins de 125μ de largeur sur 50 de profondeur, tandis que certains diverticules plus complexes étaient des canaux tortueux, variqueux, bosselés, ayant une lumière passant successivement de 8 à 15 μ, se rétrécissant de nouveau, s'élargissant à plus de 20 au niveau des dilatations

(1) Il en est souvent de même pour la pointe des lobulins ordinaires.

(2) Notons aussi au passage la présence assez exceptionnelle de glandules assez volumineuses, très ramifiées, serrées, à cellules claires, accolées parfois à certains canaux, et qu'on a décrites, dans le pancréas pathologique, comme des sortes de petits adénomes. Nous en avons rencontré une sur un sujet sain.

terminales. La hauteur de l'épithélium n'est pas moins variable. Tantôt ce sont de hautes cellules prismatiques grêles, aussi élevées que les plus grandes de l'épithélium superficiel; tantôt ce sont, un peu plus loin dans le même tube, des éléments cubiques de 7 à 8 μ dans toutes leurs dimensions. A quelques μ de là, la taille augmente de nouveau graduellement ou assez soudainement. En un mot, ce qui caractérise essentiellement la forme, les dimensions et le revêtement de ces cryptes, sans canal excréteur et sans acini nettement différenciés, c'est l'irrégularité.

Chez le *Mouton adulte* nous retrouvons les mêmes diverticules, irrégulièrement tubuleux, très abondants, formant une couronne presque complète autour de l'épithélium des gros canaux, peu ramifiés, généralement élargis à l'extrémité. L'épithélium s'y abaisse un peu, mais montre les deux mêmes variétés d'éléments qu'à la surface, les prismatiques et les caliciformes, ceux-ci plus gros et un peu plus abondants. Il y a encore là plutôt des cryptes que des glandes.

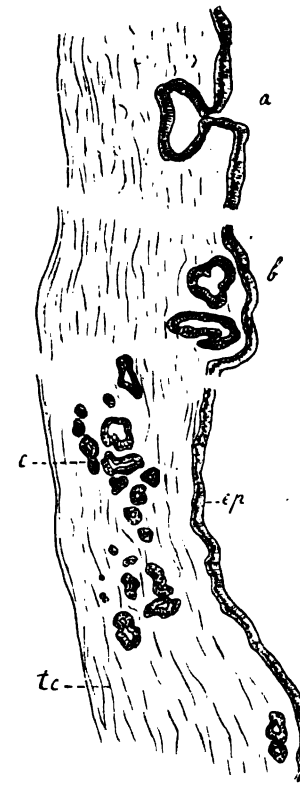


Fig. 5. — Homme adulte (supplicié). Coupe longitudinale du *Canal de Wirsung* à 3 ou 4 centimètres de son embouchure, montrant des cryptes ou diverticules glandulaires simples, *a*, ou ramifiés, *c*, de forme et de largeur diverses.

ep, épithélium; — *tc*, tunique conjonctive. — (Zeiss, oc. I. obj. BB, camera.)

Pourtant on ne peut leur refuser toute sécrétion par la raison que leur épithélium ne diffère pas sensiblement du revêtement superficiel, puisque nous avons vu que ce dernier est évidemment sécréteur.

Les diverticules, chez l'Homme, sécrètent de la mucine.

Dans les cryptes, *chez l'Homme*, nous ne retrouvons pas plus qu'au niveau de l'épithélium canalaire la coloration spécifique du mucus par l'hématoxyline, la thionine, etc..., mais le bleu d'aniline-orange de Mallory les teinte, et surtout le *mucicarmin*, qui est, nous semble-t-il, le réactif de choix de la mucine, nous donne les mêmes résultats que pour l'épithélium de revêtement, et colore très élective-

ment le sommet des cellules et les traînées muqueuses à la surface. La différenciation et l'activité sécrétoire sont plus marquées dans les cryptes qu'à la surface du canal ; la transformation muqueuse gagne plus loin dans la cellule, refoulant le noyau, et l'on trouve à chaque instant, surtout au niveau de certaines bosselures ou culs-de-sac, de petites plages de cellules élevées, et souvent larges, bourrées de gouttelettes rouge foncé sur la moitié ou les deux tiers de leur hauteur. Tout à côté, des plages de cellules cubiques ou presque cubiques très claires n'offrent pas trace de mucine ; ce sont probablement des éléments à un stade de repos, de réfection, temporairement indifférents. Nous trouvons les mêmes aspects dans les diverticules du cholédoque. Nous dirons donc, à la façon de von Ebner, que toutes ces cryptes donnent une *sécrétion muqueuse*, mais qu'il s'agit ici d'une sécrétion spéciale n'ayant pas les mêmes caractères et les mêmes réactions que le mucus intestinal, élaborée dans des cellules de forme, de structure et d'évolution différentes, et contenant de la mucine probablement associée à d'autres substances albuminoïdes.

Chez certains animaux (Cobaye), les éléments subiraient, d'après la description de Gibbes (1884), la différenciation muqueuse franche, — chez d'autres (Mouton), les cellules caliciformes vraies sont simplement plus abondantes qu'à la surface du canal.

Ils représentent des glandes très imparfaitement différenciées : cryptes.

Bien que nous ayons affaire à des glandes très imparfaitement différenciées, encore à l'état de simples cryptes, et probablement peu actives, nous trouvons donc ici un organe de sécrétion déjà plus parfait que le revêtement épithélial du canal, dont elles augmentent la surface active. Mais il est fort possible que chez certains animaux leur rôle soit encore plus effacé.

L'hypothèse de Giannelli ne peut donc être complètement rejetée ; si l'on admet pourtant qu'il s'agit d'une poussée spéciale et tardive de nouveaux tubes indifférents ; car, chez l'embryon, les tubes pancréatiques primitifs nous ont paru se transformer tous en acini et canaux.

Nous élargirions volontiers la question en rapprochant ces cryptes des *bourgeons accessoires tardifs* que nous avons décrits (1895-*a*) chez l'embryon de Mouton sur le cholédoque. Notre élève Debeyre (1900, 1904) a retrouvé ces bourgeons chez le Rat, où ils donnent chacun un petit pancréas concourant à la formation de la glande définitive. Chez le Mouton, certains d'entre eux donnent aussi d'abord de petits pancréas, qui paraissent en majeure partie s'atrophier (1), ou devenir des

(1) Quelques-uns persistant probablement pour former de petits pancréas accessoires analogues à ceux signalés par Poinsot et par Cl. Bernard. (Voir *Thèse* Debeyre, 1904.)

culs-de-sac d'aspect indifférent ; les plus tardifs doivent fournir d'emblée la majeure partie des cryptes de l'adulte. Ces cryptes, communes aux voies pancréatiques et biliaires, représentent donc très probablement les dernières poussées des bourgeons hépato-pancréatiques, capables de donner encore au besoin (à une certaine époque du développement tout au moins) du tissu hépatique ou pancréatique. Restées plus tard assez indifférentes (chez certains animaux surtout), elles se présentent comme de simples diverticules de l'épithélium canalaire, avec une tendance plus ou moins marquée à une différenciation sécrétoire et muqueuse plus accentuée.

Vers la terminaison du canal de Wirsung les auteurs signalent des glandules muqueuses plus abondantes (STEINER, 1892), sans l'être autant que dans la partie correspondante du cholédoque (LETULLE et NATTAN-LARIER, 1898). Les plis longitudinaux y sont également moins marqués (1).

Canaux excréteurs de moyen calibre.

Dans les **canaux de moyen calibre,** qui sont pour la plupart intra-lobulaires, la paroi conjonctive se réduit peu à peu à une mince enveloppe (2). L'épithélium s'abaisse, devient cylindrique bas, ou même pavimenteux simple (cubique) dans les plus petits (SALTER, 1859; LANGERHANS, 1869, VON EBNER, 1872, etc...). Le mucicarmin n'y

(1) Pour la description de l'ampoule de Vater, qui est loin d'exister toujours, nous renvoyons à PILLIET (1894), à LETULLE et NATTAN-LARIER (1898), à HELLY (1898 et 1899). Disons seulement que, d'après ces auteurs, elle est caractérisée, comme l'extrémité du cholédoque, par la présence de nombreux plis longitudinaux, et de nombreuses glandules muqueuses, entre lesquelles viennent s'entrecroiser et se perdre les faisceaux du sphincter commun. L'épithélium deviendrait plus élevé et les caliciformes bien plus abondantes (STEINER, 1892). CASTELLANT (*Thèse, Lille*, 1898) croit avoir vu quelques glandes de Brünner jusque dans la paroi de l'ampoule. LETULLE et NATTAN-LARIER disent au contraire qu'au voisinage immédiat de la caroncule les glandes de Brünner tendent à faire place à des glandes muqueuses. [La distinction n'est pas toujours facile.]

HELLY (1898) a donné quelques détails très intéressants sur le *segment terminal du canal de Santorini* et la structure de la petite caroncule. Il y signale la présence de nombreuses et grosses glandes muqueuses (jusqu'à 3 mm. de diamètre), qui débouchent, les unes dans le canal, les autres directement à la surface de la muqueuse en empruntant comme émissaire une crypte de Liebekühn élargie. Mais en outre, dans vingt neuf cas sur quarante, il rencontre également, dans la petite caroncule, de véritables petits pancréas, unis à la glande principale ou complètement séparés d'elle par la musculeuse duodénale. Si leurs conduits se jettent souvent dans le canal de Santorini, ils peuvent souvent aussi se rassembler en un canal particulier qui s'ouvre directement dans l'intestin (une figure). Ce dernier cas se présente encore quand le canal de Santorini est complètement oblitéré. HELLY rapporte cette formation à la présence d'une double ébauche pancréatique dorsale comme celle signalée par STOSS chez le Mouton, par VLASSOW chez le Porc. Au niveau de la grande caroncule on a généralement cherché en vain ces petits pancréas accessoires. Cl. BERNARD (1856) en avait signalé de multiples chez le Lapin ; il ne faut pas les confondre, croyons-nous, avec les glandes de Brünner spéciales décrites chez cet animal par SCHWALBE (1872, *Schultze's Archiv*).

(2) Son épaisseur varie beaucoup avec les espèces. Elle est relativement plus marquée chez la Souris, le Chat, le Cheval, la Tortue, le Crapaud, le Brochet, d'après PISCHINGER

décèle plus que très peu de mucus, tout à fait superficiellement. Ces canaux correspondent bientôt par leur diamètre aux « tubes salivaires (Speichelrœhren de PFLÜGER) » des glandes salivaires, mais ils en restent bien distincts par leur structure. Ils sont relativement moins abondants, moins volumineux, moins réguliers; ils n'ont ni le même mode de ramification en bouquet, ni les striations caractéristiques de la base de l'épithélium. C'est donc à tort que WILDT (1894) les désigne également sous le nom de Speichelrœhren. Quelques auteurs pourtant, SAVIOTTI (1869) chez le Chien, TERASZKIEWICZ (1875) chez le Lapin, KLEIN (1895, d'après OPPEL), W. CARLIER (1896, Hérisson) y décrivent également une striation, mais beaucoup moins marquée, et qui n'a généralement pas été retrouvée. PISCHINGER voit bien des stries chez les Lézards et les Tortues, mais vers le sommet de la cellule et non vers la base.

Ils diffèrent beaucoup des « tubes de PFLÜGER » des glandes salivaires.

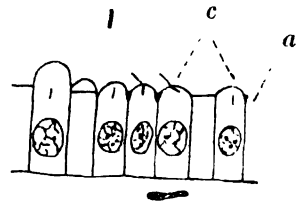


Fig. 6. — Épithélium des conduits, d'après ZIMMERMANN (1898).

a, bandelettes obturantes; — *c*, centrosomes (centrioles), dont quelques-uns portent un flagellum central (hématoxyline au fer).

Fins canaux de dernier ordre, ou *canaux intercalaires*.

Dans les **fins canaux** de dernier ordre (1), le diamètre extérieur finit par tomber à 5 ou 6 μ d'après VON EBNER; nous trouvons également 5 à 10 μ chez l'Homme (fixation à l'alcool).

La paroi externe se réduit à quelques éléments. L'épithélium s'aplatit encore [*fig.* 32]; ses cellules deviennent fusiformes, se recouvrant parfois en tuiles, presque homogènes (2 à 3 μ de largeur, VON EBNER, LAGUESSE), avec un assez gros noyau clair, qui fait saillie vers la cavité quand le canal est vide (SAVIOTTI), en dehors au contraire quand il est rempli par une matière à injection (LANGERHANS). Ces canaux très fins sont les *pièces* ou *canaux intermédiaires* ou *intercalaires* (*Schaltstücke*) de BOLL et de VON EBNER (*passages de Boll* de RENAUT).

Caractérisés par leur étroitesse et leur longueur considérables.

Dans les glandes salivaires ils sont généralement très courts et à cellules cubiques, tandis que dans le pancréas ils sont caractérisés par leur étroitesse, leur grande longueur et leurs ramifications (TERASKIEWICZ notamment, VON EBNER (1899), etc.). Leurs dimensions, leur aspect les ont fait rapprocher des capillaires sanguins avec lesquels on ne peut les confondre qu'à un premier examen. Ils s'abouchent

(1) MAZIARSKY (1901) entend par là les canaux de 23 μ à 9 μ; beaucoup nous apparaissent plus fins encore. On peut dire : les canaux de 25 μ et au-dessous.

directement avec le col des cavités sécrétantes, au centre desquelles nous verrons plus tard que leur épithélium se prolonge et devient la tige centro-acineuse (1). Selon l'espèce, ils sont d'autant plus longs et d'autant plus ramifiés que les cavités sécrétantes sont plus petites et par conséquent plus nombreuses. C'est dire combien est grande leur extension chez l'Homme où les acini sont très petits.

Leur cuticule.

Klein (1882, d'après Pischinger) a décrit à la surface des cellules de ces canaux, et les séparant de la lumière, une fine membrane hyaline dans laquelle il place des noyaux. Merkel (1883, d'après Pischinger) n'y voit qu'une simple cuticule. Renaut (1903-*a* et *c*) chez les Ophidiens, puis chez le jeune Chat, l'enfant nouveau-né, retrouve en effet dans les petits canaux une cuticule colorable d'une façon très élective par le bleu de méthyle acide, et qu'il considère comme due à la fusion des plateaux des cellules épithéliales. Cl. Ulesko (1883) a mis en évidence les contours cellulaires par le nitrate d'argent. Renaut les retrouve teints par le bleu au-dessous de sa cuticule, et montre que ce dessin polygonal répond au renforcement marginal produit par les bandelettes obturantes. Zimmermann (1898) a décrit et figuré ces bandelettes chez l'Homme par l'hématoxyline au fer [*fig. 32*]. Nous avons dans un cas obtenu la même image chez la Couleuvre par la méthode de Golgi.

Les cellules des *canaux intercalaires* sont sécrétantes au même titre que celles des canaux moyens, mais avec quelques particularités. Après l'excitation réflexe elles semblent généralement gonflées (2) ; elles

(1) Ils peuvent se former par amincissement graduel des parois, mais souvent se détachent soudain collatéralement d'un canal à épithélium cubique (von Ebner, 1899, Boehm et Davidoff, etc.).

(2) Nous ajouterons quelques mots sur la présence ici de *gouttelettes d'aspect graisseux* dont nous avons parlé chez le Chien dans une note antérieure (Wertheimer et Laguesse, 1901). Dans les canaux moyens et gros, comme nous l'avons dit plus haut, on trouve en général chez cet animal de une à douze petites gouttelettes de taille variable, éparses dans le corps cellulaire, généralement sphériques, quelquefois un peu irrégulières ou en croissant. Dans les cellules aplaties des canaux intercalaires, elles diminuent de nombre, mais elles augmentent pour la plupart de taille, de façon à égaler parfois le noyau et elles deviennent plus faciles à étudier. C'est dans les dissociations à l'acide osmique qu'elles attirent tout d'abord l'attention. Toute la fine ramification canaliculaire se dessine comme jalonnée par un semis de gouttelettes graisseuses de tailles diverses, très inégalement distribuées, plus ou moins grosses et abondantes suivant les sujets. On les retrouve telles jusque dans les cellules centro-acineuses, alors que dans les cellules à zymogène il n'existe en général point de graisse ou seulement quelques petits grains à la base (animaux bien nourris). Ces gouttelettes sont colorées par l'acide osmique en brun jaune plus ou moins foncé, mais non en noir sépia comme la graisse des vésicules adipeuses. Sur le tissu vivant on les retrouve, très réfringentes, d'aspect huileux, à peine jaunâtres, résistantes à l'eau, à l'acide acétique, gonflant dans l'eau chloroformée, disparaissant en majeure partie après traitement par l'alcool absolu et le chloroforme. Sur les coupes provenant de fragments fixés au liquide J, inclus à la paraffine en passant par le xylène, si l'on examine immédiatement après dissolution de la paraffine on les retrouve en place. L'hématoxyline au fer leur donne une teinte jaune verdâtre; la safranine-gentiane-orange les fait virer au rouge orangé sale. Mais généralement,

sécrètent évidemment une moins grande quantité de liquide que celles des canaux moyens, mais pourtant le secretum central commence à se décolorer ; la dilution commence donc aussi.

après quelques jours de montage dans le baume au xylène, leurs contours deviennent de plus en plus flous et elles disparaissent. Les manipulations de la coloration à l'hématoxyline au fer en détruisent également un grand nombre. Dans toutes ces préparations on constate que les gouttelettes en question sont loin d'être toujours sphériques. Elles sont souvent aplaties, à contour irrégulier. On peut observer des sphères ressemblant à des boules de cytoplasme un peu densifié, dont une partie seulement, en forme de croissant ou de calotte, offre les réactions de la graisse. Ailleurs, au contraire, les gouttelettes brunes sont régulièrement arrondies, mais contiennent une ou plusieurs fines gouttelettes claires, en sont parfois bourrées.

Isolées dans le sérum iodé ambré, elles se montrent plus ou moins régulièrement sphériques ou aplaties, allongées, à contours un peu bossués, en segments d'ovoïde. Quelques-unes montrent une dépression ombiliquée qui conduit à une vacuole centrale plus claire, légèrement colorable par le bleu de méthylène. D'autres boules, colorables en bleu, contiennent seulement une gouttelette centrale réfringente. A la longue beaucoup des corpuscules d'aspect graisseux pâlissent, deviennent vaguement et finement granuleux et laissent apparaître une ou plusieurs vacuoles réfringentes.

Leurs réactions montrent qu'il s'agit évidemment d'une substance de nature graisseuse, mais différente de la graisse des vésicules adipeuses, et que cette substance semble unie à un substratum albuminoïde très important, comme dans les boules décrites par Nicolas dans l'épithélium intestinal (*Journal international d'Anatomie*, 1891). Leur rôle reste incertain.

Stangl (1901), de son côté, a signalé chez l'Homme de petites gouttelettes de graisse dans les cellules des canaux (et les centro-acineuses), comme dans les autres éléments mais bien moins abondantes ; nous les retrouvons chez l'Homme adulte, mais rarement aussi grosses que chez le Chien. Ici, c'est dans les cellules acineuses qu'on rencontre les grosses gouttelettes graisseuses.

CHAPITRE III

LES CAVITÉS SÉCRÉTANTES

Généralités, forme, volume, lobation et division.

Chacun des derniers rameaux des canaux excréteurs aboutit à une cavité tapissée de cellules sécrétantes, et qui est par conséquent l'homologue d'une glande simple. Ces cavités sont les dernières unités morphologiques en lesquelles on puisse dissocier le tissu glandulaire sans rompre la continuité de l'arbre ramifié qu'il constitue. En ce sens, mais en ce sens seulement, ce sont des sortes de lobules primitifs. Nous les appellerons *cavités sécrétantes* ou *utricules sécréteurs*. Nous préférons depuis longtemps le premier de ces termes, qui fait bien plus sûrement abstraction de la question de forme. La cavité sécrétante, en effet, est de forme quelconque, simple ou lobée, ramifiée même, pourvu qu'elle représente un espace limité par une membrane propre continue, tapissée d'un revêtement également continu d'éléments sécréteurs spécifiques, et desservie par un seul émissaire (hors le cas d'anastomose) (1). Pris en ce sens, le terme répond donc à la définition de la glande simple telle que la comprenait Malpighi sous les noms d'*acinus*, *folliculus*, *sacculus*, etc. (2). Cet auteur n'a pu décomposer assez les glandes complexes, et a souvent pris de véritables lobules disséquables pour de simples sacs, arrondis ou allongés, les appelant également *acini*. Le mot a été employé depuis pour désigner une cavité sécrétante de forme spéciale, arrondie (ou alvéole), mais souvent appliqué à des cavités qu'on a reconnu plus tard être tubuleuses.

(1) Le mot cul-de-sac, souvent employé, est un terme trop vague, qui peut s'appliquer à la description d'une coupe isolée, mais ne précise pas la véritable forme dans les trois dimensions de l'espace : il serait bon de ne l'employer que pour désigner les différents lobes d'une cavité sécrétante lobée ou ramifiée.

(2) Voir L., 1894-*b*, note de la page 597.

Il a donc perdu de ce fait le sens restreint qu'on voulait lui attribuer. Il vaut mieux l'éviter. Nous avons d'abord essayé de le rejeter complètement, mais il est tellement consacré par l'usage, que nous avons été obligé de le reprendre, à titre de synonyme tout au moins. C'est toutefois à la condition expresse qu'il serve à désigner une cavité sécrétante de forme quelconque (1).

Forme très variable.

Forme. — Le pancréas nous fournit la preuve qu'il faut renoncer à prendre pour base de la classification des glandes la forme de leurs cavités sécrétantes. En effet, celle-ci est éminemment variable d'une espèce à l'autre, arrondie ou même par places hémisphérique chez certaines, tubuleuse, allongée et ramifiée chez d'autres (2).

Ainsi s'expliquent les divergences entre les auteurs. Étant donnée la classification généralement admise, et à laquelle nous ne pouvons souscrire, en *glandes acineuses* ou *alvéolaires* (au sens de cavités sécrétantes arrondies) et *glandes tubuleuses*, les uns rangent le pancréas dans l'un des groupes, les autres dans l'autre (Kœlliker, 1889, crée pour lui et quelques autres glandes une forme de passage : *glandes tubulo-acineuses*).

Ainsi, pour la plupart des auteurs depuis Hunkemœller (1856, d'après Wildt), Milne-Edwards (1860), Henle (1871), Ch. Robin (1876), W. Krause (1876), etc., le pancréas est une *glande acineuse*. Au contraire, pour Latschenberger (1872), c'est une glande « *utriculaire ramifiée* », formée d'utricules souvent très allongés, et divisés dichotomiquement plusieurs fois, quatre ou cinq au plus chez le Lapin, davantage chez l'Homme [?], le Bœuf, le Chien, jusqu'à sept et huit fois chez ce dernier, tous les rameaux étant serrés et intriqués les uns dans les autres. Flemming (1888) en fait une glande nettement tubuleuse ; Pischinger (1895), Giannelli (1898-*a*), von Ebner (1899), Kantorowicz (1899, Cheval), Oppel (1900-*a*), Szymonowicz (1901) se rangent à cette opinion. Dogiel (1893, Homme) y voit des utricules plus ou moins longues et recourbées, mais les figure en général très courtes. Renaut (1899) y décrit des « tubules allongés..., embrouillés dans tous les sens, divisés sept à huit fois chez le Chien, plus chez le Cheval, et plus encore surtout chez le Poulet.

Il ajoute que, lorsque les tubes sont très allongés (Poulet, par exemple),

(1) Pour éviter le mot *acinus*, Tourneux (1903) dit encore « saccule glandulaire ».

(2) Johannes Müller (1830, d'après Pischinger) a le premier attiré l'attention sur la variabilite de forme, en spécifiant que chez le fœtus le pancréas est nettement tubuleux ; mais sa technique était encore insuffisante, et sa description s'applique plutôt aux tubes primitifs indifférents qu'aux véritables cavités sécrétantes.

ils tendent à s'anastomoser entre eux, particulièrement à la surface du lobule. Nous avions déjà montré l'existence de ces *anastomoses* chez les Poissons osseux (L. 1891-*a* et 1895-*d*) *(fig. 10.)* (1); nous en avons depuis retrouvé quelques-unes chez les Ophidiens, et même chez le Mou-

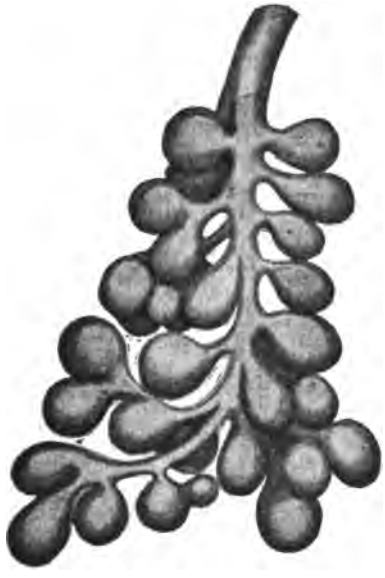


Fig. 7. — Forme des cavités sécrétantes du pancréas humain, d'après MAZIARSKI (1901); — méthode de reconstitution de BORN.

Ce modèle montre un petit canal excréteur formant l'axe de la grappe. Il devient bientôt canal intercalaire, et envoie de courts et plus fins canaux intercalaires collatéraux portant chacun un ou plusieurs acini, petits, arrondis, puis donne une ramification terminale.

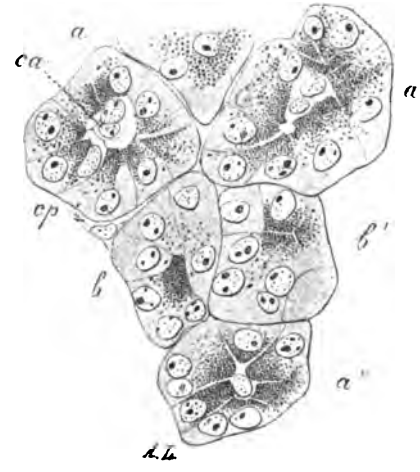


Fig. 8. – Cavités sécrétantes de l'*Homme adulte* (supplicié). (Figure empruntée au *Traité d'Anatomie* de POIRIER et CHARPY, L., 1900-*a*.)

a, *a'*, *a''*, acini coupés transversalement ou obliquement vers le milieu de leur hauteur, et montrant au centre les centro-acineuses *ca*, en clair; — autour, les cellules principales, *cp*, avec leur zone apicale remplie de grains de zymogène; — *b*, *b'*, acini coupés tangentiellement.

ton adulte; elles sont très nombreuses chez cet animal entre les tubes pancréatiques primitifs du fœtus (1895-*c*). C'est un caractère qui rapproche le pancréas du foie.

Mais revenons à la forme. Récemment plusieurs auteurs ont essayé de la préciser par des reconstitutions. C'est d'abord MAZIARSKI (1901). Chez l'Homme, cet auteur présente un modèle qui le convainc plei-

(1) Tantôt il y a véritable anastomose par inosculation des deux lumières, tantôt il y a simplement soudure et fusion des parois (*fig. 10*) (1895-*d*).

nement, dit-il, de la structure « alvéolaire » (glande alvéolaire composée). C'est la glande où la ressemblance avec une grappe de raisin est la plus frappante, et cela précisément à cause de la gracilité des canaux intercalaires qui forment les pédicules primaires et secondaires. Comme on le voit sur sa figure (*fig. 7*), le canal intercalaire principal, axe de la grappe, donne de nombreuses et très courtes collatérales peu ou point ramifiées, portant à leur extrémité de petits alvéoles sphériques, oviformes ou en massue, de 26 à 35 μ de largeur, puis se divise en un petit bouquet de terminales légèrement ramifiées.

Ajoutons que nous avions, dès 1894, reconstruit un fragment ana-

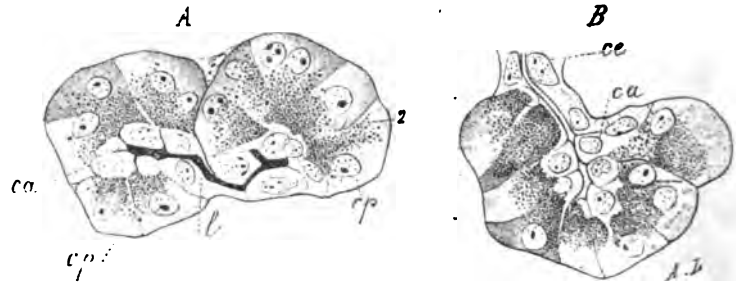


Fig. 9. — *Petites cavités sécrétantes* du pancréas humain (supplicié). (Figure empruntée au *Traité d'Anatomie* de Poirier et Charpy, L., 1900-*a*.)

Deux d'entre elles sont simplement hémisphériques; — elles sont coupées dans l'axe de la lumière *l*, vide en B, remplie en A de suc pancréatique coagulé et coloré; *ca*, centro-acineuses; — *ce*, canal excréteur; — *cp*, cellules principales; — *z*, zymogène.

logue bien plus petit qui nous a aidé à décrire le pancréas humain. Mais nous avons dû reconnaître que les acini sont si petits et si serrés, qu'il est bien difficile, même par ce procédé, de se procurer des images absolument sûres de quelque étendue; les causes d'erreur sont multiples. C'est ce que constate également Peiser (1903), qui a dû y renoncer, et qui se contente de dissociations après macération (un à douze jours) dans l'acide chlorhydrique pur. Il isole ainsi, chez l'Homme, quelques petits fragments, qui montrent une distribution analogue des canaux intercalaires, portant des vésicules, les unes rondes ou ovoïdes, les autres formant des utricules en massues allongées.

L'emploi des divers procédés (coupes, dissociation dans le liquide

de Müller, les acides, le sérum iodé, reconstitution) nous a montré des *images très différentes selon les espèces animales*. Chez les *Poissons osseux*, les cavités sécrétantes sont en général de *très longs tubes*, tortueux, ramifiés, et même souvent anastomosés. Aucun doute n'est possible, car on peut fréquemment suivre ces tubes par simple obser-

Très longs tubes chez les Téléostéens.

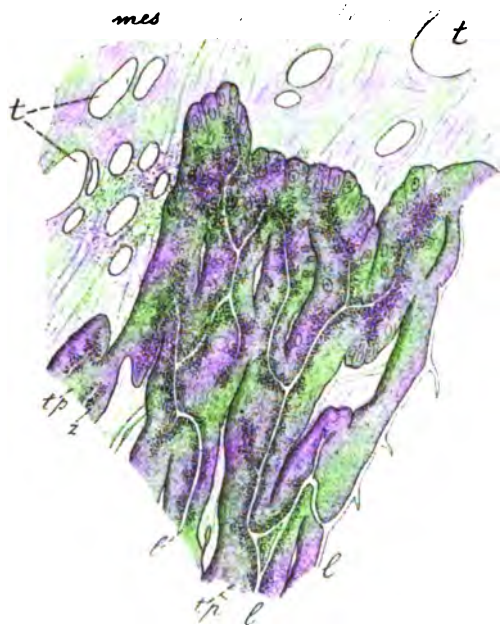


Fig. 10. — *Cavités sécrétantes tubuleuses* du pancréas des Téléostéens (*Gobius niger*). (L., 1895-*d*, *Revue biologique du Nord de la France*.)

Nappe très mince de pancréas dans le mésentère (*mes*) percé de trous *t*; — *tp*, tubes pancréatiques ramifiés et anastomosés, disposés sur une seule couche; — *l*, leur lumière; — *z*, zymogène. — Fixation du mésentère à l'acide osmique, examen à plat (Vérick, oc. I, obj. 4, camera).

vation du mésentère étalé à plat (*fig. 10*); ils se répandent entre ses deux feuillets sur une seule couche, plus ou moins écartés l'un de l'autre, formant parfois une véritable dentelle (*Cyclopterus lumpus*, *Gobius niger*, *Crenilabrus melops*) (L. 1891-*a* et 1895-*d*). Chez la *Salamandre*, chez les *Ophidiens* (*Vipera*, *Naja*, *Tropidonotus*), ce sont encore généralement des tubes plus ou moins allongés, plus ou moins ramifiés, mais, sur un même sujet (Ophidiens), on trouve à

côté de ces tubes de petites cavités sécrétantes ovoïdes, arrondies, ou même hémisphériques, simples diverticules collatéraux sessiles le long d'un canal excréteur (1) (L., 1901 et 1902-*d*). Chez les *Mammifères*, nous trouvons également des formes très diverses. Chez le Lapin, ce sont des tubes ramifiés, dont la lumière au moins fut déjà bien indiquée par Cl. Bernard (1856); chez le Mouton, le plus souvent des tubes assez courts, fréquemment bifurqués à leur origine

Formes diverses chez les Mammifères.

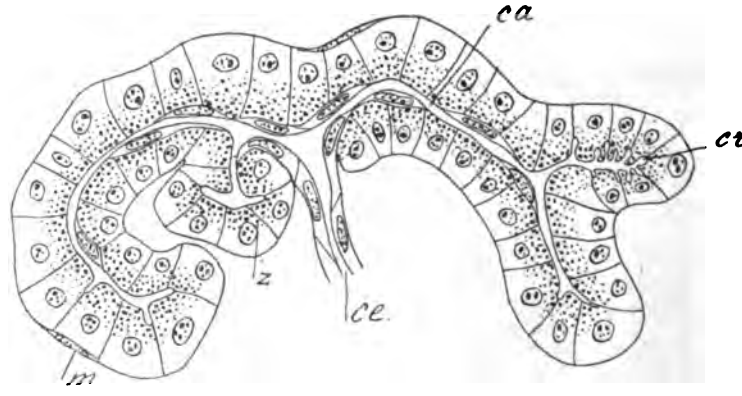


Fig. 11. — *Cavité sécrétante en T du pancréas du Mouton.* — Demi-schéma résultant de la combinaison de plusieurs dessins.

ce, canal excréteur (intercalaire); — *ca*, centro-acineuses; — *cr*, canalicules radiés; — *z*, zymogène; — *m*, cellule de la propria. — (L., 1903, cliché emprunté aux *Éléments d'Histologie* de Lesbre.)

même en T ou en Y dont le canal intercalaire représente la tige (2) (*fig. 11*, L., 1903).

Très courtes chez l'homme.

Chez l'*Homme*, nous trouvons les formes tubuleuses très rares et très courtes, non ramifiées. La plupart des cavités sécrétantes sont *arrondies* ou *ovoïdes* (*fig. 8*), à surface parfois irrégulièrement

(1) Il est du reste presque impossible de séparer nettement ici, en certains points, les canaux excréteurs des cavités sécrétantes. Le long des premiers, on trouve non seulement de petits acini rudimentaires qui sont de simples segments de sphère, mais des cellules à zymogène, isolées ou par petits groupes, dans l'épithélium prismatique du canal. Quelques cavités sécrétantes tubuleuses deviennent soudain aussi, par un de leurs côtés ou par toute leur périphérie, semblables à un canal excréteur, puis se reforment plus loin. (Voir L., 1901, fig. 1, 14, 15.) C'est également un de ces segments mixtes qu'a représenté Renaut (1903, pl. II, fig. 1). Nous avons trouvé des images un peu différentes, mais aussi singulières chez les Poissons osseux : dans le mésentère, un large et fin canal (wébérien) est doublé soudain d'un manchon de cellules à zymogène sur un très court trajet (ses éléments propres devenant tige centro-acineuse), puis les perd ensuite, et ne les retrouve que loin de là. Le développement fera comprendre ces images; c'est un tube pancréatique primitif qui a subi par places seulement la différenciation acineuse.

(2) On y trouve aussi de petits acini collatéraux très peu profonds.

lobée (1). Très souvent même ce sont de *simples segments de sphère* (tantôt plus, tantôt moins complets que l'hémisphère), pendus à l'extrémité des canaux intercalaires ou latéralement sessiles sur ces canaux (L., 1894-*c* et 1900-*a*) (*fig.* 9). MAZIARSKI, sans en parler, a figuré ces dernières formes sur sa reconstitution. (Chez le fœtus de Mouton, nous en avons représenté d'analogues (*fig.* 30), (1895-*c*, p. 181), et montré qu'elles peuvent être très asymétriques. ZIMMERMANN (1898), qui parle d' « acini ou tubuli », a également décrit et figuré quelques-unes de ces formes simples (*fig.* 32, *1*, *2*, *4*), mais nous allons voir, en étudiant l'histogénèse, combien il est difficile d'admettre le processus de formation qu'il suppose. C'est à tort également qu'il en conclut à la non-existence des cellules centro-acineuses.

Lobation et division. — Quand on suit le développement des cavités sécrétantes chez l'embryon de Mouton (L., 1895-*c*), on se rend compte des remaniements considérables qu'elles peuvent subir dans leur forme, et l'on comprend mieux leur configuration chez l'adulte. D'après CHIEWITZ (*Archiv fur mikr. Anat.*, 1885), dans les glandes salivaires, dès que la différenciation en canaux et cavités sécrétantes est indiquée, il ne se formerait plus de nouveaux rameaux sur l'arbre creux qui représente l'ensemble de l'organe. Les acini augmenteraient de taille par lobation, mais ne se multiplieraient pas. Nous observons au contraire les deux processus sur le pancréas, ou plutôt, nous constatons que la lobation peut aller jusqu'à la division complète. Les premières cavités sécrétantes apparues chez le Mouton (embryons de 65 à 80 mm.) sont petites, simples, se rapprochent toutes de la forme sphérique ou hémisphérique.

Premières lobations chez l'embryon.

Dès l'origine un certain nombre d'entre elles commencent à se bilober ou trilober. Les cellules centro-acineuses primitives seules présentes encore, paraissent jouer un grand rôle dans ce processus (*fig.* 12). En effet, c'est le plus souvent à la face interne de la poche épithéliale élargie que se manifestent les premiers signes de la lobation, au niveau d'une ou de plusieurs centro-acineuses, qui se multiplient activement par caryocinèse, et forment une sorte de stalactite, plus souvent même une crête ou côte qui vient proéminer dans la large

(1) MILNE-EDWARDS (1860) leur attribue un diamètre de 50 à 90 μ; CORNIL et RANVIER (1884), 45 à 90 μ. Nous trouvons en général, chez nos supplicies, une largeur de 25 à 50 μ pour les petites cavités sécrétantes ordinaires, avec profondeur à peu près égale, pouvant aller quelquefois pourtant jusqu'au double, rarement le dépasser. Mais les grosses et bien plus rares cavités sécrétantes provenant directement d'un îlot (reconstitution) atteignent fréquemment 60 à 100 μ de largeur.

lumière et la diviser. Pendant ce temps leur base, agissant à la façon d'un coin, tend à écarter les cellules principales, déjà pourvues de quelques grains, et à les irradier autour de deux centres au lieu d'un seul. C'est seulement alors en général qu'apparaît un léger sillon superficiel ; il s'approfondit de plus en plus, jusqu'à ce que les deux lobes soient bien indiqués.

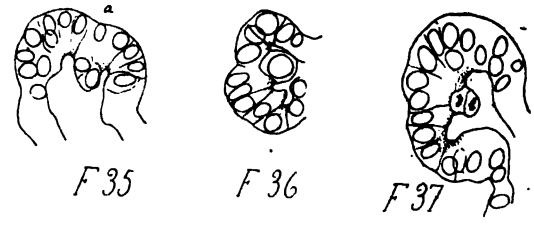


Fig. 12. — *Lobation des premières cavités sécrétantes chez le fœtus de Mouton.* Fig. 35, 36 et 37 de l'Histogénie du pancréas, *Journal de l'Anatomie*, 1896. — Lobes plus marqués intérieurement qu'extérieurement, grâce à la saillie d'un groupe de centro-acineuses primaires souvent en caryocinèse (37), qui les sépare. (Fœtus de 65 à 82 m/m.)

Division. Rôle capital des centro-acineuses.

Sur les fœtus de plus de 11 centimètres, nous retrouvons des cavités sacciformes, souvent plus vastes, portant à leur surface de nombreuses (6, 7, etc.) et légères bosselures, origine bientôt d'autant de lobes. Certaines d'entre elles, et c'est là un caractère de plus en plus commun, deviennent énormes, réniformes. Leurs lobes, nombreux et saillants, leur donnent tout à fait l'aspect d'un rein fœtal abordé par son émissaire au niveau du hile (*fig. 14*). Mais maintenant, on voit nettement le remaniement aller jusqu'à la division (*fig. 13 et 14*). Les centro-acineuses secondaires (voir chap. VIII) se sont jointes aux primitives, toutes ensemble forment un amas considérable au centre de la lumière. Celle-ci est bientôt divisée en autant de culs-de-sac secondaires qu'il y a de lobes, les crêtes en forme de stalactite allant projeter leur éperon jusqu'à l'orifice d'entrée de l'émissaire commun. Les cloisons centro-acineuses ainsi formées se dédoublent alors (*fig. 13*), sont rejointes d'autre part par les sillons superficiels, et l'acinus primitif multilobé se trouve ainsi divisé en autant d'acini simples nouveaux qu'il y avait de lobes ; les cloisons centro-acineuses dédoublées ont fourni autant de branches nouvelles du canal excréteur. Ainsi, les extrémités des rameaux, bien que coiffées de cavités sécrétantes, ne cessent pourtant de se ramifier à plusieurs reprises, et telle portion

d'un amas centro-acineux, qui faisait précédemment partie intégrante d'une cavité sécrétante, s'individualise en de nouveaux canaux excréteurs (1). Si les centro-acineuses semblent jouer le principal rôle dans ce processus, les cellules sécrétantes y participent aussi, leur prolifération moins marquée tendant à augmenter le bombement de chaque lobe. Le tissu conjonctif, les vaisseaux eux-mêmes jouent un rôle,

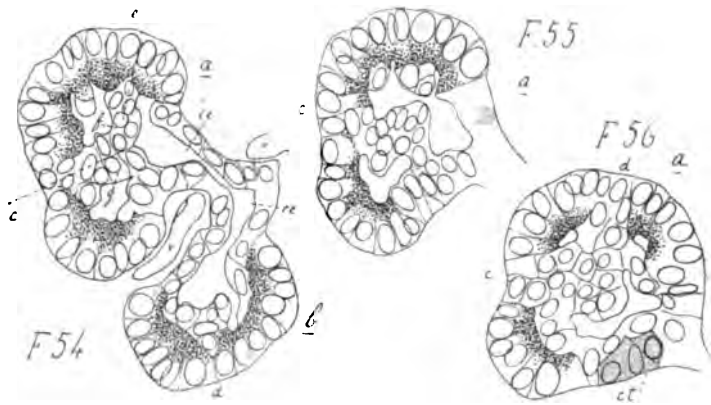


Fig. 13. — Lobation et division des cavités sécrétantes. (Fœtus de Mouton de 165 m/m). — Fig. 54 à 56 de l'Histogénie du pancréas, *Journal de l'Anatomie*, 1896.

En 54, deux cavités sécrétantes voisines *a* et *b*, vraisemblablement nées par division d'une seule; *ce*, leurs canaux excréteurs bientôt réunis; — *f*, *g*, deux groupes de centro-acineuses; — *c*, point où elles touchent à la surface et où apparaît un sillon séparant deux lobes, et bientôt sans doute deux cavités filles nouvelles. En *e*, seconde division indiquée, moins avancée; — id. en *d* pour la cavité *b*; — *v*, vaisseau capillaire. — 55 et 56 représentent deux coupes sériées de la cavité *a* à la suite de 54: les lobes y sont plus marqués encore; — *ct*, cellules troubles.

mais évidemment secondaire (2), dans le remaniement. Les vaisseaux se glissent de bonne heure dans le sinus de la masse réniforme, et, à peine une communication en tunnel est-elle ouverte entre un des sillons profonds et ce sinus [*fig. 14* (60) *d*], qu'on voit, souvent au moins, s'y rejoindre deux pointes d'accroissement, dont la transformation en capillaire tend à maintenir et à élargir la brèche. D'autre part les transforma-

(1) Il semble même, qu'au début tout au moins, certaines cellules sécrétantes faiblement différenciées du pourtour de la cavité, ne portant encore qu'un petit nombre de grains, peuvent, si elles se trouvent à la limite de deux lobes, perdre ces grains, redevenir indifférentes, puis subir la différenciation en centro-acineuses, et finalement en cellules de canal.

(2) Leur rôle est secondaire, puisqu'on ne les trouve pas de façon constante entre tous les lobes en voie de formation et puisque, d'autre part, les premières divisions se sont faites en leur absence.

tions fréquentes des cavités en îlots pleins aident ce processus plutôt qu'elles ne le gênent, puisqu'on voit souvent d'un îlot secondaire,

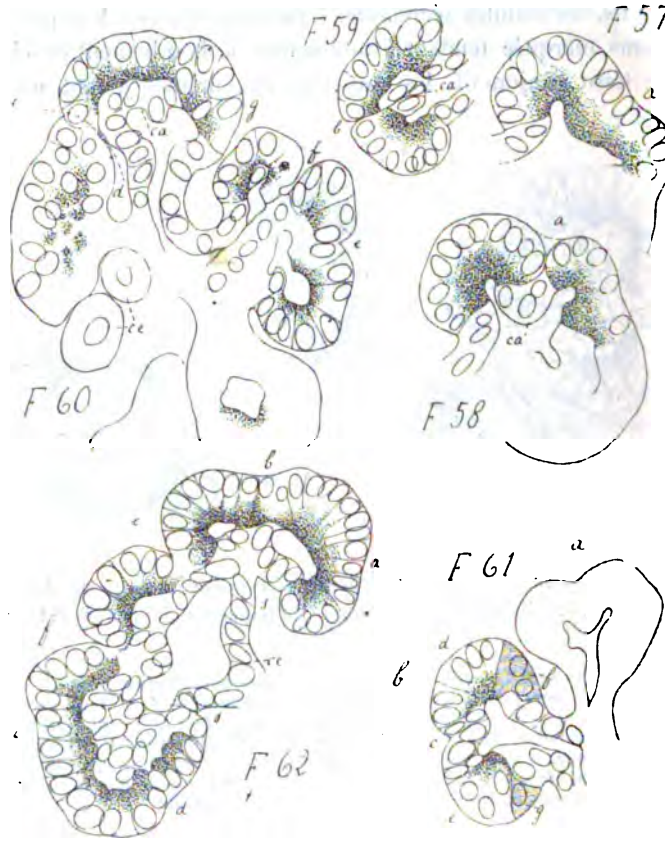


Fig. 14. — Lobation et division des cavités sécrétantes. (Fœtus de Mouton de 110 à 170 m/m.) Fig. 57 à 62 de l'Histogénie du pancréas, *Journal de l'Anatomie*, 1896.

57 et 58 représentent la même coupe, un peu épaisse, dessinée au niveau des deux surfaces de section; au niveau de l'inférieure, on voit apparaître un sillon de division relié à des centro-acineuses; — 59, acinus bilobé, où le sillon de division *b* pénètre jusque dans le groupe de centro-acineuses; que les lèvres s'en écartent, et l'on aura deux acini nouveaux, avec chacun un court émissaire. — 60; en *cd*, deux cavités filles sont encore soudées en un point de leur pourtour; la troisième est en train de se lober en *e*, et de se diviser à son tour en *f*; — 61; deux petites cavites, dont l'une, *b*, semble née récemment d'un îlot plein (restes en *f*, *g*) et se divise en *c* tout en se reconstituant; — 62; une grande cavite réniforme se lobant en *a*, *b*, *c*, *d*, se divisant en *e*, *f*; — *s*, son sinus; — *ce*, émissaire se continuant avec une masse de centro-acineuses en voie d'écartement.

issu d'une seule cavité et accru par prolifération, naître tout un petit lobulin.

Lobation et division ralenties mais continues chez l'adulte.

Au cours du développement ultérieur, les cavités prennent toujours l'aspect réniforme, mais les deux extrémités s'allongent de plus en plus. Bientôt elles sont plutôt comparables à un utérus bicorne qu'à un rein; ainsi naissent les formes en T et en Y de l'adulte. La tendance à la division paraît sinon arrêtée (1), du moins très ralentie. On voit souvent sur les deux cornes des tendances à la lobation, s'accusant à l'extérieur par des sillons plus ou moins profonds, et à l'intérieur par le dédoublement de la lumière.

Von Ebner (1899) signale, chez l'Homme adulte, de gros acini lobés analogues à ceux que nous venons de décrire, avec centro-acineuses abondantes, et qu'on pourrait confondre avec des îlots de Langerhans. Nous verrons que la présence de ces acini s'explique comme chez l'embryon, et qu'il s'agit de formes de passage de l'îlot à l'acinus (reconstitution).

On a vu que chez certaines espèces, chez l'Homme par exemple, les cavités sécrétantes adultes sont petites, comme l'étaient celles du très jeune fœtus de Mouton. C'est sans doute qu'elles ont une tendance prématurée et continue à la division, surtout dès qu'elles ont atteint un certain volume. Ainsi peuvent s'expliquer les formes très simples, hémisphériques et moins qu'hémisphériques, qu'on rencontre souvent chez l'Homme, et que Zimmermann (1898) a également décrites et figurées (*fig. 32*). Ces acini simples étant souvent sessiles collatéraux, parfois à peine bombés (2), se rapprochent ainsi des acini rudimentaires que nous avons observés chez les Ophidiens le long de certains canaux redevenus jusqu'à un certain point embryonnaires après un passage par le stade îlot. Chez l'Homme, ils nous paraissent provenir plus souvent de l'émiettement de cavités sécrétantes anciennes par une série de divisions répétées (3).

Erreur de Zimmermann.

Quoi qu'il en soit, nous ne pouvons admettre l'interprétation de Zimmermann, quand il suppose que ce sont les acini simples de ce genre qui se rapprochent et se fusionnent pour former les grosses cavités sécrétantes (*fig. 32*, 1 et 3). Comme nous venons de le voir, l'étude de l'histogénèse nous révèle un processus absolument inverse. Ce sont les grosses cavités qui, par lobation et division, donnent toute une grappe de petits acini. Nous aurons à revenir plus loin sur la façon

(1) Nous croyons pouvoir dire en effet que la lobation et la division persistent pendant toute la vie, liées au processus de reconstitution des acini aux dépens des îlots.

(2) Ce sont quelquefois de simples petits groupes de deux, trois, cinq cellules sécrétantes, égrenées le long des canaux intercalaires.

(3) Pour nous, après être passée par l'état d'îlot, la cavité sécrétante, au stade de reconstitution, est souvent d'abord très large; elle se lobe et se divise peu à peu. L'émiettement s'accentue encore davantage dans les états pathologiques. (Voir Curtis et Gellé, 1905; Gellé, 1905.)

dont cet auteur explique les centro-acineuses à la suite de cette hypothèse.

Chez les Ophidiens, nous retrouvons une tendance à la lobation très marquée (1902-*d*). « Assez larges, ces acini portent à leur surface une foule de bosselures qui représentent des sortes de très courts rameaux. En suivant le contour extérieur, on soupçonnerait quelquefois à peine l'existence de ces rameaux, car souvent, entre deux voisins, la membrane propre ne se replie qu'à une courte distance, parfois même elle ne pénètre pas. Mais on voit au niveau de chacun d'eux la lumière envoyer un rameau collatéral ; la tige centro-acineuse creuse qui l'entoure fait de même ; autour d'elle, les cellules s'ordonnent radiairement, et l'on a, sous une membrane propre unie ne faisant aucun pli, deux petits culs-de-sac adossés. Ces aspects de lobation incomplète sont très fréquents. » (*Fig.* 31, *a*, *b*, *d*.) Ici donc également, la lobation semble bien commencer par l'intérieur, bien que le rôle des cellules centro-acineuses soit plus effacé, ou en tout cas moins évident. Le rôle du tissu conjonctif dans le remaniement nous apparaît tardif et secondaire chez ces animaux (1).

Renaut (1903-*b* et *c*) a redécrit sous un autre nom ces cloisons pénétrantes en leur donnant une signification un peu différente. (Voir au chap. VIII : cellules centro-acineuses.)

(1) Les feuillets pénétrants formés par la *propria* ne nous semblent donc pas, à proprement parler, intra-épithéliaux, puisque souvent on les voit s'enfoncer entre deux culs-de-sac ou lobes préalablement formés au-dessous de cette membrane, et qu'ils viennent achever de séparer ; ou du moins ils ne sont plus intra-épithéliaux lorsque, cette séparation étant accomplie, la lobation est devenue division.

CHAPITRE IV

STRUCTURE DES CAVITÉS SÉCRÉTANTES

Généralités, membrane propre.

Chacune des cavités sécrétantes est constituée par une mince *membrane propre* enveloppante, tapissée intérieurement d'une *assise de cellules sécrétantes* assez élevées, entourant de toutes parts une étroite lumière irrégulièrement cylindrique, dont elle est en partie au moins séparée par une seconde assise, plus ou moins discontinue, de cellules plus petites et généralement aplaties dites *centro-acineuses*.

Membrane propre. — Quelques auteurs mettent en doute l'existence de la membrane propre dans le pancréas, tels Giannuzzi (1869), Sokolow (1883), Ellenberger (1887), Harris et Gow (1894), W. Carlier (1896), Kantorowicz (1899). La plupart l'admettent au contraire depuis Salter (1859, d'après Oppel), Reich (1864, d'après Pischinger), etc., mais ils la comprennent très différemment. Nous ne pouvons entrer à fond ici dans cette question, qui, malgré des différences certaines, se pose pour l'ensemble des glandes et n'est pas encore complètement résolue. Disons seulement que tous les auteurs sont d'accord pour considérer cette membrane comme une pellicule très mince et difficile à voir.

Dans le pancréas, Latschenberger (1872), Pflüger (1869-*b*), Saviotti (1869) la mettent en évidence par macération dans certains liquides (sérum iodé ambré, eau salée, liquide de Müller) qui détruisent

ou permettent d'écarter les cellules sécrétantes. SAVIOTTI la trouve particulièrement épaisse et nette chez le Rat. KÜHNE et LEA (1882) ont montré sa présence sur le Lapin vivant.

Structure de la membrane; elle est amorphe avec cellules.

Ici, comme ailleurs, on considérait d'abord cette membrane comme complètement amorphe (REICH, 1864; PFLÜGER, 1869; HENLE, 1871; et de nouveau GIANNELLI, 1898). BOLL a insisté, dans les membranes propres en général, et dans celle des salivaires et de la lacrymale en particulier, sur la présence de cellules plates anastomosées en corbeille autour des culs-de-sac (*Korbzellen;* cellules en panier de BOLL, RENAUT). Pour lui, d'abord (1868), elles représentent à elles seules une propria ajourée, incomplète; plus tard (1869-*b*), il admet qu'elles doublent une membrane anhiste, dont elles sont inséparables; plus tard enfin (1871), qu'elles sont situées dans son épaisseur même, ou plutôt qu'elles se confondent avec elle de telle façon que leurs prolongements forment comme les nervures de la membrane. On les considère généralement comme conjonctives.

En ce qui concerne le pancréas, BOLL constate la présence d'un réseau de cellules anastomosées, mais non régulièrement organisées en corbeilles; VON EBNER (1872), de cellules étoilées dont les prolongements s'étendent dans une *propria* très délicate. LATSCHENBERGER (1872) voit des noyaux rares (1 à 2 par cul-de-sac), et admet aussi que les cellules sont comprises dans l'épaisseur même de la membrane (1). SAVIOTTI (1869) y décèle simplement des noyaux très aplatis; PISCHINGER (1875) des corps cellulaires épars, irrégulièrement dentelés. Ce dernier signale une élection souvent très vive de la membrane pour l'éosine.

BOLL pour les glandes en général, VON EBNER (1872) pour le pancréas, MOURET (1894-*a*) ont admis en outre l'existence de prolongements intra-alvéolaires, issus des cellules de la propria (2). Pour MOURET encore, ces prolongements s'anastomosent avec les centro-acineuses. RENAUT (1899) a d'abord admis même union. Il décrivait des « cellules basales » répondant par leur position aux cellules de Boll, mais pas plus que lui il n'a pu dégager ici de cellules en panier. VON EBNER (1899) a reconnu depuis que le réseau intra-cellulaire est un produit artificiel.

Certains auteurs la voient fibrillaire.

PODWYSSOTSKI (1882) apporte une note nouvelle; il déclare que la propria n'est pas une membrane anhiste, mais consiste en un réseau

(1) Les membranes de culs-de-sac voisins pourraient même pour lui se fusionner.

(2) VON EBNER ajoutait que la *propria* est peut-être de nature épithéliale, car elle lui a paru, sans qu'il puisse l'affirmer, se continuer avec les cellules des canaux excréteurs au col de l'utricule.

de fibrilles conjonctives entrecroisées, extrêmement fines, en continuité avec celles du tissu conjonctif lâche interalvéolaire. Elle ne contient ni cellules ni noyaux, et n'envoie point de prolongements dans l'intérieur de l'alvéole, mais sa surface interne est tapissée par une couche incomplète de cellules anastomosées (cellules en coin, *Keilzellen*), s'avançant, en envoyant des prolongements aplatis entre les cellules sécrétantes, et s'unissant aux centro-acineuses. Les cellules en coin ont une existence réelle, mais nous croyons avoir montré, chez les Ophidiens particulièrement (1902-*c*), que ces éléments appartiennent à l'épithélium, font partie intégrante des centro-acineuses (ou, pour employer un terme plus large, des cellules canalisantes), et n'ont par conséquent avec la membrane propre que des rapports de contiguïté. Certains réactifs, comme l'alcool, causent une assez forte réaction de l'épithélium, qui dans son retrait, cellules en coin comprises, se décolle de la propria. Klein (1882) voit simplement la membrane propre formée par un réticulum de cellules plates doublé par des capillaires et quelques délicats faisceaux conjonctifs.

Récemment, plusieurs auteurs ont retrouvé les formations fibrillaires décrites par Podwyssotski.

Bœhm et Davidoff (1895) y voient les analogues de leurs « Gitterfasern » du foie, et admettent en dedans une autre pellicule plus fine, homogène.

Dans le rein, F.-B. Mall avait, dès 1891, soutenu que tout le tissu interstitiel, membrane propre comprise, est fibrillaire, observation confirmée par Rühle (*Archives de His.*, 1897) et par Disse (*Sitzungb. der Gesell. zur Bef. der ges. Naturwiss. zu Marburg*, 1898), ce dernier admettant que les fibrilles sont unies par une substance amorphe cimentante, soluble par la pancréatine. F.-B. Mall (1901), revenant sur ce sujet, trouve maintenant dans le rein une double membrane : en dedans une « vraie basale », amorphe, complètement détruite par la digestion pancréatique, mais résistant à la potasse et à l'acide chlorhydrique dilués, de réactions voisines par conséquent de l'élastine ; — en dehors une membrane formée de fines fibrilles anastomosées, la plupart transversales, résistant à la digestion pancréatique (membrane réticulée).

Son élève Flint (1902), partant de là, divise les membranes basales en *membranes homogènes* et *membranes réticulées*. Les secondes seules seraient constantes. Il les retrouve dans les glandes salivaires, et suit leur développement chez l'embryon de Porc (sous-maxillaire), aux dépens du mésenchyme primitif. Elles seraient constituées par la

différenciation, à la surface du tube épithélial, d'un « exoplasme fibrillaire » aux dépens des cellules mésenchymateuses qui le tapissent d'abord d'un revêtement continu; à ces premières fibrilles s'ajouteraient de nouveaux apports par apposition, au cours du développement. Ici les membranes homogènes manqueraient. Chez l'adulte, les deux membranes d'acini voisins se fusionneraient.

Plus tard, appliquant ces données au pancréas humain (1903), par la digestion à la pancréatine, le même auteur trouve des membranes propres réticulées nettement fibrillaires, avec quelques cellules conjonctives aplaties entre elles. Le tissu interalvéolaire est presque uniquement représenté par ces membranes, avec quelques fibrilles et cellules d'union.

Double membrane de Renaut.

Enfin Renaut (1903-*b* et *c*), dans le pancréas des Ophidiens, décrit, comme Mall dans le rein, une double membrane : — en dedans la *vraie propria* ou *prima* de Saviotti « d'une minceur extrême, à double contour » comparable à la vitrée de l'ectoderme d'un embryon de Poulet des deux premiers jours ; — en dehors une paroi conjonctive « formée d'une série de faisceaux conjonctifs et de fibres tramulaires fondues en une membrane d'apparence lamellaire, mais dont les feuillets nattés sont indissociables... La dernière assise lamellaire se réduit à une *membrane pellucide connective*, car elle se teint électivement en bleu clair [par le bleu de méthyle acide], mais homogène, sauf sur certains points où elle est parcourue par de rares fibres tramulaires colorables en bleu foncé ».

Toutes ces dernières observations montrent que l'idée classique qu'on se faisait, avec Boll, des membranes propres en général demande à être revisée (1), mais de nouveaux travaux sont encore nécessaires.

Opinions personnelles. Développement.

Pour notre part, nous n'avons encore observé jusqu'ici dans le pancréas qu'une seule membrane propre très mince. Au cours du développement, de très bonne heure (embryon de Mouton de 28 mm., 1895-*c*, p. 498), nous la voyons, sur les tubes pancréatiques primitifs, constituée par une assise continue de très larges cellules aplaties, bien distinctes déjà du tissu conjonctif voisin, quoique reliées à lui par des prolongements. Plus tard, quand les cavités sécrétantes sont formées, elle constitue autour une membrane réfringente, assez élastique, qui ne se rompt que lorsqu'on comprime par trop vivement le tissu frais. Nous avons même obtenu, par la dissociation dans le

(1) Surtout, nous semble-t-il, parce que la conception de la cellule conjonctive s'est élargie (substance amorphe homologuée à un syncytium d'exoplasmes fusionnés).

sérum iodé ambré de larges lambeaux, correspondant à une ou plusieurs de ces cellules. Nous les retrouvons et figurons à la surface des premiers îlots de Langerhans. D'autre part, nous avons admis depuis longtemps (1890) (1) que les fibres conjonctives viennent se perdre dans les membranes vitrées, et récemment (1903) (2), nous avons suivi leur apparition au sein de ces membranes au niveau de la capsule de la rate et du péritoine voisin. Nous n'avons donc aucune difficulté à admettre l'existence de fibrilles dans la membrane propre des acini pancréatiques. Mais, nous basant sur ces recherches, et sur la structure telle que nous la voyons chez l'Homme adulte, nous croyons que les cellules constituantes primitives dont nous avons constaté l'existence dans cette glande subissent d'abord, comme beaucoup d'autres cellules conjonctives, une différenciation plus ou moins complète en exoplasme amorphe gagnant de la périphérie au centre, ce qui s'accorde parfaitement avec la troisième conception de Boll.

Propria constituée d'exoplasmes fusionnés où apparaissent secondairement de rares fibrilles.

Chez l'Homme adulte, en effet, nous trouvons dans la *propria* des noyaux aplatis entourés d'une très petite quantité d'endoplasme non colorable par les réactifs du collagène (et précollagène); tout le reste s'est différencié en un exoplasme commun, c'est-à-dire en substance conjonctive amorphe, formant une mince lamelle où sont inclus çà et là ces endoplasmes. Secondairement, l'exoplasme précollagène peut se fibriller, comme nous l'avons montré ailleurs, les fibrilles restant incluses dans une mince couche de substance amorphe. Mais, chez l'Homme, nous ne trouvons que quelques rares fibrilles en voie de différenciation dans la plupart des membranes propres pancréatiques, là surtout où celles-ci se fusionnent deux à deux en une très mince lamelle. Ce n'est qu'en certains points que ces fibrilles deviennent abondantes, mais elles forment souvent alors une véritable couche de tissu conjonctif interposée (voir chap. XVIII).

(1) Recherches sur le développement de la rate... (*Journal de l'Anatomie*, 1890).
(2) Sur l'histogénèse de la fibre collagène... (*Archives d'Anat. micr.*, t. VI, 1903).

CHAPITRE V

L'ÉLÉMENT SÉCRÉTEUR AU REPOS (1)

La *cellule pancréatique* proprement dite ou *cellule principale* (2), *cellule à zymogène, cellule trypsique*, a déjà été fort étudiée : c'est sinon l'élément sécréteur unique, du moins l'élément sécréteur par excellence.

Les dimensions varient avec l'espèce. Chez l'Homme, CH. ROBIN (1875), lui attribue 30 à 40 μ, VON EBNER (1899), 10 μ en moyenne dans son plus grand diamètre ; nous trouvons en moyenne 11 μ de largeur sur 16 de hauteur, la première variant entre 8 et 18 μ, la seconde entre 8 et 26 (3). Les gros éléments de la Salamandre ont des dimensions doubles, et atteignent 30 à 48 μ de hauteur sur 10 à 25 de largeur. **Dimensions.**

La cellule pancréatique est nue, sans membrane (LATSCHENBERGER, 1872), irrégulièrement polyédrique, mais se rapprochant assez généralement par sa forme de la pyramide, ou plutôt du tronc de pyramide, la base appuyée contre la membrane propre, le sommet (*apex*) **Forme.**

(1) Nous entendons par là l'élément en charge, pris autant que possible sur un animal à jeûn depuis vingt-quatre heures, s'il s'agit de Mammifères, depuis plus longtemps s'il s'agit de Vertébrés inférieurs à digestion lente.

(2) Nous avons ailleurs déjà employé ce mot de cellule principale, pour l'opposer à celui de cellule centro-acineuse. Le professeur RENAUT (1903) le critique, parce qu'il ne permet pas d'établir un parallélisme rigoureux avec la glande gastrique où les « cellules principales » sont internes, les « bordantes » externes. C'est certainement un inconvénient, auquel nous avons bien pensé, mais nous persistons à croire qu'il est minime. Au point de vue physiologique, personne ne s'y trompera, c'est bien la cellule à zymogène qui joue le rôle principal ; au point de vue morphologique, c'est elle encore qui tient le plus de place dans la cavité sécrétante. Ce que nous voulions, c'était simplement un synonyme bref et clair. On pourrait encore dire, et nous dirons volontiers *cellule trypsique*, comme on dit cellule peptique.

(3) Cette moyenne a été obtenue avec des fixations diverses (L. de Flemming, de Möller, alcool). En n'employant que des pièces fixées à l'alcool, elle baisse assez sensiblement.

regardant le centre du cul-de-sac. Il est facile de l'isoler, par macération de trente-quatre à quarante-huit heures par exemple dans le liquide de Müller, ou par dissociation immédiate de très petits fragments glandulaires après une à cinq minutes de séjour dans l'acide osmique à 2 ou même 10 p. 100 (L., 1900-*d*). On peut alors constater que sa forme s'écarte souvent du schéma précédent, qu'elle est assez généralement limitée par des surfaces courbes, saillantes ou rentrantes, ou taillée en coin, etc. Observée vivante, elle est claire, transparente, peu réfringente, d'aspect très finement granuleux ou presque homogène, vaguement striée vers la base, très molle, extrêmement vulnérable. Dans l'eau, surtout chez les Vertébrés inférieurs, elle gonfle instantanément, difflue, et se résout en fins granules.

Action des réactifs.

Elle est difficile à bien fixer, et seuls l'acide osmique ou le sublimé le font d'une façon à peu près certaine, en conservant tous les éléments de sa structure. Après une fixation de ce genre bien réussie, nous ne voyons pour notre part le *cytoplasme* que sous l'aspect d'une masse pâteuse et presque homogène, parsemée de très fines granulations (microsomes) et, vers la base, de filaments sur lesquels nous aurons à revenir. Ce protoplasme, assez dense, est plus vivement colorable que celui de la plupart des autres cellules (centro-acineuses et cellules d'îlots notamment). Bien qu'acidophile, à la façon de la plupart des protoplasmes, il montre ici une certaine tendance à retenir les couleurs basiques d'aniline, l'hématoxyline, etc. Cette tendance à la basophilie est particulièrement marquée dans la coloration safranine-gentiane-orange ; le corps de l'élément se teinte non en rouge franc, mais en rouge violacé.

L'alcool, le liquide de Flemming au centre des fragments, exagèrent l'aspect filamenteux, si bien que la plupart des auteurs, à la suite de Heitzmann (1873) et de Flemming (1882) pour la cellule en général, admettent là, comme dans toute cellule, un protoplasme de structure réticulée ou simplement filamenteuse (Klein, 1869 à 1882, R. Heidenhain; Langley, 1884; Ch. Garnier, 1899, etc.) (1).

(1) Erik Müller (1898) dit comme nous qu'il n'a pu, ni dans les cellules fixées, ni sur le frais, constater la présence d'une charpente réticulée filamenteuse comme cela est généralement admis. Ogata (1885) décrit un *stroma cellulaire* dans lequel sont inclus au niveau de la zone apicale les grains de zymogène, au niveau de la basale une masse finement grenue, colorable, le véritable protoplasme. Ogata, Garbini (1886 d'après Oppel) obtiennent en outre dans les deux zones des réactions colorées distinctes. Nous croyons que ces différences de coloration tiennent à la présence dans la zone apicale des grains de zymogène, à la présence dans la zone basale d'une plus grande masse de cytoplasme pur et de filaments basophiles plus ou moins distincts.

Souvent même (VER ECKE par exemple, 1872), on décrit vers la base un réseau à fines mailles, vers le sommet un réseau à larges mailles logeant chacune un grain de zymogène (1). Il est évident que ces derniers sont des inclusions, et alors nous dirons avec ARNOLD qu'il ne peut plus être question de structure intime du protoplasme, mais d'architecture grossière de la cellule. La question de la structure intime se repose entière pour chaque lamelle protoplasmique séparant deux gros grains voisins, car ce sont des lamelles formant paroi de vacuoles, et non de simples filaments. Partant de là, les partisans de BÜTSCHLI ont pu également invoquer la théorie alvéolaire (2).

Cytoplasme. Deux zones. Grains de Cl. BERNARD dans la zone apicale.

Outre le noyau, ce qui frappe en effet tout d'abord, c'est la présence au sommet de l'élément d'un *amas caractéristique de grains*, relativement volumineux et très réfringents, véritables petites perles sphériques. KŒLLIKER dans ses premières éditions (1850-1854), LEYDIG (1857), HENLE, W. KRAUSE, FREY, dans leurs traités, etc., avaient déjà été frappés de ce fait que les cellules du pancréas semblaient plus ou moins complètement remplies de granulations qu'ils considéraient comme graisseuses. CL. BERNARD le premier (1856) figure quelques fragments, pris sur les bords de la mince glande « en feuille de fougère » du Lapin. On y voit assez nettement la lumière des cavités sécrétantes tubuleuses bordée d'une sorte de traînée granuleuse foncée, qui la suit dans ses ramifications. D'après le témoignage de KÜHNE, qui fut son élève, le grand physiologiste croyait déjà à un rapport constant entre l'existence de ces grains et l'état fonctionnel de la glande, d'où le nom de *granules de Cl. Bernard (Bernard'sche Kœrnchen)*, sous lequel les ont désignés KÜHNE et LEA (1882). SALTER (1859), d'après OPPEL, décrit nettement ces grains comme le produit de sécrétion ; il croit distinguer des cellules homogènes représentant un premier stade où ils manqueraient encore.

LANGERHANS (1869), étudiant des fragments frais de pancréas du Lapin, retrouve l'arbre granuleux (*Kœrnchenbaum*), et décrit un amas

(1) Par le liquide de Flemming, dit-il ; — par le sublimé, au contraire, le protoplasme apparaît simplement finement granuleux. Il considère d'ailleurs la zone basale comme constituée d'un protoplasme de nouvelle formation, masse d'abord homogène, qui se vacuoliserait graduellement par différenciation en un hyaloplasme et en un spongioplasme, celui-ci se réduisant peu à peu a un reseau delicat.

(2) VON EBNER (1899) par la fixation au liquide de VAN GEHUCHTEN (alcool, chloroforme, acide acétique), décrit et figure le protoplasme des grosses cellules pancréatiques de l'Axolotl comme un complexus alvéolaire (Wabenwerk), dont les mailles sont plus étroites dans la zone basale, et separées par d'epaisses travées ascendantes colorées en violet (hématoxyline-éosine), tandis que celles de la zone apicale se colorent en rouge. MATHEWS (1899) admet également ici une structure alvéolaire.

Nous reviendrons plus loin sur la « structure » du protoplasme a propos de l'ergastoplasme.

de grains au sommet de chaque élément, où une meilleure technique lui permet maintenant de les localiser sur les pièces fixées. Le premier il distingue dans la cellule trois zones : une *centrale* (relativement à la cavité sécrétante), caractérisée par la présence des grains; — une *moyenne*, où repose le noyau, — une *périphérique*. Il retrouve cet aspect dans les différentes classes de Vertébrés, et montre qu'il est constant et caractéristique de la cellule pancréatique.

La zone moyenne ne se distinguant que par la présence du noyau, qui peut reculer parfois jusque vers la base, étant souvent en outre envahie elle aussi par les grains, on n'admet plus, avec R. Heidenhain (1875), que deux zones : une *interne* ou *centrale*, dite plus souvent maintenant *apicale*, — une *externe, périphérique*, dite plus souvent aussi *basale*, cette dernière généralement moins élevée, le noyau étant plus ou moins refoulé du côté de la base (1).

Langerhans ayant constaté que les grains prennent, comme la graisse, une coloration foncée par l'acide osmique, les avait encore considérés comme des gouttelettes graisseuses. R. Heidenhain (1875) a montré le premier, bientôt suivi par Nüssbaum (1882), que ces grains ne sont autre chose que le matériel de sécrétion. Ils sont, d'après lui, destinés à la formation du ferment, et on les désigne généralement avec lui, depuis cette époque, sous le nom de grains *de zymogène* (ζυμη, ferment ; γενναω, j'engendre). On dit encore aujourd'hui, grains de *prozymase* (L. Launoy, 1903-*a*, *b*), ou, simplement, *grains de sécrétion* ou de *ségrégation* (Renaut).

C'est du zymogène (Heidenhain).

R. Heidenhain (1875, 1883) prouve que leurs réactions sont tout à fait différentes de celles de la graisse. Les grains, brillants, réfringents, légèrement jaunâtres sur le tissu frais, pâlissent si l'on examine ce tissu dans l'eau, et se dissolvent à la longue. Si l'on ajoute de la potasse ou de la soude à 1 p. 1000, ils disparaissent subitement. L'acide acétique étendu fait apparaître dans toute la cellule un précipité granuleux très fin et très abondant, les grains internes perdant en même temps leur réfringence et se dissolvant, la limite des deux zones disparaît, et tout se trouble. Nüssbaum (1882) montre que, par l'acide osmique, la gouttelette de graisse noircit complètement, le grain de Cl. Bernard brunit seulement ; les plus récemment formés pourraient même s'y dissoudre au lieu de s'y fixer.

Réactions des grains.

Ajoutons qu'on peut facilement, en dissociant et écrasant légère-

(1) Ces zones sont bien moins marquées dans certains ordres, chez les Ophidiens par exemple, où les grains tendent un peu à se disséminer dans tout l'élément, à remplir presque quand il est en charge (Laguesse, 1901). Langerhans l'avait déjà remarqué chez la Couleuvre.

ment un fragment de glande frais, mettre les grains en liberté dans l'humeur aqueuse, le sérum, etc., et suivre l'action directe des réactifs sur eux (1). On les voit alors tournoyer assez longtemps dans l'eau, pâlir de plus en plus et disparaître soudain, comme s'ils éclataient, se dissolvant sans laisser de traces bien sensibles. Dans l'acide acétique pur ou étendu, l'éclatement est instantané. Dans la potasse à 4 p. 100 (Couleuvre), les gros grains de zymogène persistent un certain temps, gonflent à la manière d'une boulette de pâte qui s'hydrate, pâlissent et soudain s'étalent et diffluent (L., 1893-*c*, 1894-*a* et *b*, 1899-*g*).

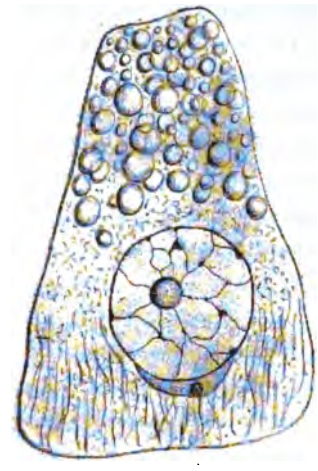


Fig. 15. — Cellule pancréatique d'Amphibien (demi-schématique) (L. 1894-*b*). Figure empruntée au *Journal de l'Anatomie*, 1894.

En haut, zone apicale ou interne remplie de grains de Cl. Bernard; en bas, zone basale ou externe striée. Entre les deux, le noyau, avec gros nucléole central et très petites massettes de chromatine sur le réseau de linine. A son pôle basal est accolé un paranucleus semi-lunaire.

Après une bonne fixation, les grains de zymogène se colorent vivement en général par les couleurs dites acides : acide picrique du picro-carmin, éosine (seule ou dans la double coloration hématéine éosine), safranine (dans la triple coloration safranine-gentiane-orange), orange dans le mélange d'Ehrlich-Biondi. Ils résistent au contraire au carmin, à l'hématoxyline. Ils ont une très vive élection pour la safranine employée seule (2). Martin Heidenhain (1893) nous a donné, avec son hématoxyline au fer, un excellent réactif, qui les fait trancher en violet noir sur le fond de la cellule. Il montre qu'on obtient l'image négative avec la thionine, qui colore vivement le protoplasme en laissant le grain incolore ou presque. Certains auteurs (K. Müller, 1890; Harris et Gow, 1894) parlent de grains (ou de vacuoles) moins vivement teints et d'une couleur différente, mêlés aux autres. Ce sont fort probable-

(1) Une goutte de ces réactifs étant ajoutée sur le bord de la lamelle.

(2) Depuis l'époque où Pfitzner (*Morph. Jahrbuch*, 1880) et Flemming (1881, *Arch. für mik. Anat.*, Bd 19) ont tiré si bon parti de ce colorant dans leurs études cytologiques, il a été souvent employé par divers auteurs pour l'étude du pancréas (par Ogata, 1883, l'un des premiers). Pour notre part, nous le considérons depuis quinze ans (avec l'hématoxyline au fer qui est venue s'y ajouter) comme le meilleur colorant pour mettre en relief le grain de Cl. Bernard.

ment des grains en partie dissous par le réactif (ou des vacuoles de sécrétion). Ceux des coagulants rapides du protoplasme qui dissolvent instantanément en même temps le grain de zymogène, laissent à sa place une vacuole de même forme, mais ayant perdu sa réfringence, son électivité pour les colorants et qu'il faut bien se garder de confondre avec lui, comme cela a été fait souvent.

Le botaniste Fischer (1) et à sa suite quelques auteurs, Held notamment pour les glandes en général et les salivaires en particulier, ont nié l'existence des grains de sécrétion, qu'ils considèrent comme des produits artificiels dus à l'action des réactifs. L'observation des fins grains de sécrétion pancréatique isolés et persistants dans le liquide d'imbibition du tissu écrasé, ou dans l'humeur aqueuse, le sérum naturel ou artificiel, les observations de Kühne et Lea et autres sur le vif, démontrent amplement la réalité de leur existence à l'état physiologique (2).

Leurs dimensions. Leurs dimensions sont très variables dans la même cellule, car, nouvellement formés, ils sont très petits, et grossissent peu à peu. Pourtant dans chaque espèce animale existe une taille moyenne. Les grains sont peu volumineux chez les Mammifères, généralement 1/4 de μ à 1 μ. Ils atteignent leur maximum de grosseur chez les Vertébrés inférieurs, dans les espèces surtout, semble-t-il, où les repas étant espacés, ils ont tout le temps nécessaire pour grossir. Ainsi Eberth et K. Müller (1892) signalent des grains relativement énormes chez le Brochet, Cajetan (1883) chez la Perche. Chez la Truite (1894-*a*), nous en trouvons de 1/2 μ à 3 μ; chez les Ophidiens (1901), un mélange des tailles les plus diverses jusqu'à 3, 4 et même 5 μ ; ces derniers, rares, atteignent presque le volume du noyau.

L'amas apical est généralement très serré, les grains ne laissant entre eux qu'une mince lamelle de protoplasme, d'où l'*architecture* spéciale, vacuolaire ou aréolaire très nette de la zone interne de la cellule. A mesure qu'on approche du noyau, l'amas se desserre, s'éclaircit. Si la cellule est très chargée pourtant, il se glisse sur les côtés de ce noyau et commence même à envahir la zone basale. Très rarement, dans les conditions où nous nous sommes placé (animal à jeun depuis vingt-quatre heures), les grains sont peu nombreux et relégués au sommet de l'élément, quelques-uns s'éparpillant au delà.

(1) Voir Jouvenel, *Thèse Lille*, 1902.

(2) Ils sont faciles à distinguer d'ordinaire (sauf les plus petits) des microsomes du protoplasme, moins réfringents, moins régulièrement sphériques, souvent anguleux, et bien moins acidophiles. Par la méthode de Rabl (hematéine-safranine), ils sont safraninophiles et un peu transparents, brillants ; les granulations protoplasmiques sont sombres et hématéinophiles.

Plusieurs auteurs ont fait remarquer que les grains tendent assez souvent à se disposer en files parallèles au grand axe de l'élément (RENAUT, 1879-*a* et 1899, Chien, Cheval, Poulet; — HEIDENHAIN, 1883, Lapin; — OPPEL, 1899, Protée).

Nous trouvons les premiers grains de zymogène de très bonne heure au cours du développement, chez l'embryon de Mouton de 60 millimètres (1895-*c*).

Alors que la zone apicale de la cellule est, à l'état vivant, sombre, réfringente, grenue, la *zone basale* est relativement claire, presque homogène, et présente dans le sens de la hauteur une striation plus ou moins accentuée (peu marquée chez les Poissons), constatée d'abord par PFLÜGER (1869-*b*). Nous en parlerons plus longuement à propos de l'élément sécréteur en activité, car elle s'accentue pendant la période d'activité, et est l'indice de dispositions structurales (ergastoplasme) qui semblent jouer un grand rôle dans la sécrétion. C'est la zone basale qui, après fixation, présente une très vive élection pour les colorants et particulièrement pour l'hématoxyline; elle prend une teinte sombre souvent très accentuée. Zone basale.

Noyau. — Le noyau, relativement volumineux (10 à 15 μ chez la Salamandre, 5 μ sur 5 1/2 chez l'Homme) (1), est une vésicule arrondie, ellipsoïde court ou sphère presque parfaite, reposant vers le milieu de la cellule, généralement un peu refoulée vers la base, au point d'union des deux tiers supérieurs avec l'inférieur (HARRIS et GOW) ou même au delà.

Ce qui frappe tout d'abord, c'est la présence fréquente (LANGERHANS 1869), constante et caractéristique (NÜSSBAUM, 1882, L., 1891), d'un gros *nucléole* arrondi (généralement 1 à 1 μ 1/2 chez l'Homme), se détachant sur fond clair. Gros nucléole caractéristique.

OGATA (1883), analysant le noyau, y a distingué : — une *membrane nucléaire* d'une certaine épaisseur ; — une cavité remplie de *suc nucléaire;* — un *réseau* granuleux (2) qui en cloisonne la cavité, et des *corpuscules* ou « nucléoles » (*Kernkœrperchen*) de deux sortes : les uns sont petits, assez nombreux, généralement anguleux, colorables en violet par la double coloration hématoxyline-éosine; il les nomme

(1) Avec variations de 4 sur 4 ou 5, 7 sur 7 ou 8 μ. C'est dans les fixations à l'alcool qu'on obtient les chiffres minima, dans les fixations au liquide de Müller qu'on obtient les chiffres maxima, mais l'écart entre les diverses sortes de fixation n'est guère que de 1 μ.

(2) KLEIN (1879-1882, d'après OPPEL) décrit avec raison le nucléole, dans le pancreas tout au moins, comme étant uni au reseau, alors que FLEMMING tend à le considérer comme indépendant dans la règle.

caryosomes (1); — l'autre (car il y en a généralement un seul au repos, plus rarement deux à cinq moins gros) (2) est beaucoup plus volumineux, arrondi, nettement éosinophile, avec un contour pourtant hématéiphile; il l'appelle *plasmosome* (3). Nous considérons ces termes comme de simples synonymes, un peu superflus, de ceux généralement employés. Le plasmosome d'Ogata est le *nucléole* vrai (formé de paranucléine ou pyrénine de Schwartz), le seul qui mérite ce nom (nucléole plasmatique de Carnoy, eunucléole de Rosen), les caryosomes sont les *grains* (ou *massettes*) *de chromatine* (nucléine) (4), plus gros aux points nodaux du réseau (nucléoles nucléiniens de Carnoy, pseudo nucléoles de Rosen, *Netzknoten* de Flemming, *Nukleinkœrper* d'O. Hertwig, etc.). En effet (L., 1893-*c*, 1894-*a*), l'eau salée à 20 p. 100, les alcalins dilués en général, les gonflent et les dissolvent en une gelée homogène qui remplit la cavité nucléaire, tandis que le nucléole résiste. Il pâlit et gonfle légèrement par l'acide acétique. Les grains de chromatine se colorent par le vert de méthyle, le nucléole par l'éosine, si l'on fait agir successivement ces deux couleurs. Dans la triple coloration safranine-gentiane-orange, les premiers se teignent en violet foncé, le second en rouge rubis.

Le *réseau* qui cloisonne la cavité nucléaire est ici extrêmement lâche et délicat, difficile à voir, souvent formé de travées rayonnantes autour du nucléole central; il est parfois réduit (5) à quelques-unes

(1) Melissinos (1890), qui est Hellène, fait remarquer que καρυον veut dire noix : noyau se dit πυρην; il faudrait donc remplacer caryocinèse, caryosome, etc., par pyrénocinèse, pyrénosome. Mais il est difficile de remonter contre l'usage. Pyrénosome, comme nous le verrons, a été employé dans un sens tout différent par Vigier (nucléole émigré).

(2) Cette multiplicité est pourtant normale chez beaucoup d'espèces de Mammifères, le Mouton notamment, qui a généralement, trois, quatre nucléoles et plus (un prédominant le plus souvent). Il en est de même chez le Cheval, d'après Kantorowicz (1899). C'est surtout chez les Vertébrés inférieurs (L., 1891 à 1901) que le très gros nucléole, unique au repos et central, est caractéristique de la cellule pancréatique. Pour Pischinger (1895), la présence de plusieurs nucléoles de taille moyenne caractériserait les Mammifères. C'est exagéré. Beaucoup d'espèces, l'Homme notamment, n'ont dans la plupart de leurs cellules qu'un seul nucléole, dans quelques-unes deux ou trois et plus, dont un généralement prédomine. Chez l'Homme, le nucléole est souvent un peu excentrique; la partie centrale du noyau, à mailles plus larges et à chromatine rare, se détache en clair à son côté.

(3) C'est un terme à éviter, nous semble-t-il, car il éveille l'idée de *plasma* cellulaire, de cytoplasme, et Henneguy l'emploie dans un tout autre sens : paranucleus d'origine cytoplasmique.

(4) Ou probablement plutôt *nucléoprotéide*. Les dénominations basées sur l'analyse chimique faite en grandes masses et celles qui sont basées sur les quelques réactions histochimiques pratiquées actuellement sous le microscope sont malheureusement loin de se superposer rigoureusement.

(5) Chez les Téléostéens par exemple (Eberth et Müller, 1892; L., 1893 et 1894). Pour Eberth et Müller, il n'y a pas alors de véritables « caryosomes » (Brochet) [c'est-à-dire de gros grains], mais il ne faudrait pas conclure à l'absence totale de la chromatine.

de ces travées, avec quelques fins grains seulement, et quelques minces « croûtelles » (1) de chromatine aplaties, adhérentes à la membrane. On trouve aussi une mince coque ou un petit amas étoilé de la même substance autour du nucléole. Pour OGATA, les « caryosomes » sont sans rapports avec le réseau; comme EBERTH et K. MÜLLER (1892), nous les trouvons au contraire sur ce réseau aux points nodaux surtout (1893-*b*).

La *membrane nucléaire*, assez épaisse, se colore en général en violet par la triple coloration safranine-gentiane-orange.

SIGMUND MAYER (1894). PISCHINGER (1895), signalent la présence assez fréquente de *noyaux géants*. Le premier les croit en rapport avec l'acte sécrétoire. Noyaux géants.

On trouve assez souvent aussi *deux noyaux*, chez les Mammifères surtout. LANGERHANS (1869) l'a signalé le premier, chez un jeune Chien, et la plupart des auteurs (Ch. ROBIN notamment, 1875) ont constaté ce fait, facile à vérifier. Doubles noyaux.

Parasome ou corpuscule paranucléaire. — Chez les Vertébrés inférieurs surtout, et particulièrement chez les Reptiles, on voit facilement dans la cellule au repos, au voisinage du noyau, souvent appliqué contre son pôle basal, un corpuscule en croissant, ou oviforme, qu'on a d'abord nommé *noyau accessoire* (*Nebenkern* : NÜSSBAUM 1881). Ce corps ayant une existence souvent assez fugace, et paraissant intimement lié aux phénomènes d'élaboration, nous l'étudierons dans un des chapitres suivants.

Centrosomes ou Centrioles. — La plupart des auteurs n'ont pu en voir dans la cellule pancréatique, sauf peut-être dans le cas de caryocinèse. On comprend combien la multiplicité des grains rend sa recherche difficile. Pourtant W. CARLIER (1896) en signale un ou deux, généralement entourés d'une zone claire d'archoplasma, chez le Hérisson en état d'hibernation. Une fois, dans une cellule au repos, il aurait nettement vu, entre deux gros centrosomes, un petit fuseau.

Appareil réticulaire et trophospongium de HOLMGREN. — Il est encore une autre particularité assez énigmatique de la cellule pancréa-

(1) Ce terme, parfaitement exact, et qui fait image, fut introduit par REGAUD, qui l'emploie pour les spermatogonies du Rat. Nous trouvons ces croûtelles très marquées chez la Salamandre, plus ou moins étoilées, et s'envoyant des anastomoses. MATHEWS (1899) insiste aussi sur ce fait que la chromatine est appliquée en grande partie contre la membrane nucléaire, dont elle semble former portion intégrante, s'y fusionnant plus ou moins ; il n'est aucunement convaincu de l'existence d'une véritable membrane distincte en dehors d'elle.

tique, particularité qu'elle partage d'ailleurs avec d'autres éléments qu'on trouve chaque jour plus nombreux.

Description de Negri.

On sait que Golgi (1899, *Livre jubilaire de la Soc. de Biologie*) a découvert à l'aide de sa méthode, dans les cellules nerveuses de la moelle et des ganglions, un *appareil réticulaire endocellulaire*, dont la signification est encore très discutée. Un de ses élèves, Negri (1899 et 1900), a retrouvé un *appareil réticulaire endocellulaire* moins complexe, mais analogue, dans un certain nombre de cellules glandulaires, notamment dans les éléments de la pituitaire et du pancréas. Dans ce dernier organe, chez le Chat, il nous montre l'appareil dans la zone

Fig. 16. — Appareil réticulaire endocellulaire. Pancréas du Chat adulte, d'après Negri (1900). Méthode de Golgi-Veratti.

apicale, mais au contact du noyau, qu'il coiffe souvent, ou un peu sur son côté (*fig. 16*). C'est une sorte de résille fermée, plus ou moins ovoïde, dont le chromate d'argent dessine les minces travées en brun noir. Elle est assez analogue à celle des cellules bordantes des glandes gastriques, qui est un appareil canaliculaire collecteur ; mais dans le pancréas, l'auteur n'a pu constater une continuité évidente des diverticules de la lumière avec cette formation. Il se demande si ce ne serait pas simplement l'expression d'une partie du protoplasme différenciée du reste.

Des appareils analogues furent retrouvés ensuite dans divers épithéliums (épididyme, cellules folliculeuses de l'ovaire, etc.) et même dans la cellule cartilagineuse (Pensa).

Holmgren, Théorie du *Trophosponge*.

Plus tard, Holmgren (*Anatomische Hefte*, 1901) réussit à mettre en évidence l'appareil réticulaire des cellules nerveuses ganglionnaires par une fixation spéciale à l'acide trichloracétique (1), suivie de coloration

(1) Il préfère maintenant l'acide trichlorolactique.

à la résorcine-fuchsine de Weigert. Pour lui, cette formation ne ferait qu'un avec les canalicules décrits dans ces éléments par d'autres auteurs, et ces canalicules seraient occupés par des prolongements protoplasmiques ramifiés (émanés, pour les ganglions rachidiens, des cellules de la capsule), dans le but de venir faciliter les échanges nutritifs, d'où le nom de *Trophospongium* qu'il donne au réseau. En 1902 (*a*, *b*, et divers) (1), il retrouve ces trophosponges, par sa méthode, dans des éléments épithéliaux très divers, et notamment dans la cellule pancréatique de la Salamandre, du Hérisson, du Chat. Il les figure comme Negri, et dans la même situation, c'est-à-dire au-dessus du noyau, dans la zone apicale; mais, chez la Salamandre tout au moins, il croit pouvoir les relier aux « cellules en panier ou cellules basales » de Boll. Ces éléments enverraient des prolongements intercellulaires, qui pénétreraient çà et là dans les cellules pancréatiques principales pour s'épanouir en un réseau. D'autre part, il fait anastomoser les cellules centro-acineuses et les cellules basales, qu'il considère comme les deux parties d'une même formation, et admet par conséquent que les trophosponges, nés souvent du point d'union, peuvent être considérés comme des prolongements et des terminaisons aussi bien des unes que des autres.

Kolossow (1902) a revu les réseaux par la méthode de Golgi-Veratti, mais son liquide fixateur spécial n'en montre pas trace. Pour lui, c'est un produit artificiel dû à des restes de sécrétion remaniés par les fixateurs.

Ramon y Cajal (1903) les aperçoit dans les épithéliums et les cellules nerveuses par sa méthode des neurofibrilles.

Von Bergen (1904) obtient dans le pancréas (Chat) les mêmes images que Negri (bien plus nettes que celles de Holmgren), par la méthode de Kopsch (traitement par l'acide osmique à 2 p. 100 pendant huit à douze jours). L'appareil réticulaire est toujours situé entre le noyau et la zone des grains, et vient coiffer le premier en se déprimant en coupe, quand celle-ci le refoule par son accroissement (2). A l'inverse de Holmgren, von Bergen ne lui voit aucune relation avec les éléments cellulaires voisins. Il le retrouve non seulement dans la plupart des épithéliums, mais dans les cellules musculaires lisses, conjonctives, cartilagineuses, interstitielles. Von Bergen.

(1) Diverses autres notes dans l'*Anatomischer Anzeiger* (t. XX), où il ne s'agit plus de la cellule pancréatique, mais des cellules du foie, des surrénales, de l'épididyme, du canal hépatique de l'Escargot, de l'épithélium utérin, de la thyroïde, des glandes de Lieberkühn, des cellules deciduales, etc.

(2) Il le retrouve en quelques cas seulement dans les cellules d'îlot, irrégulier, avec des filaments courts et peu nombreux.

Signification douteuse.

Si ingénieuse donc que soit l'interprétation de HOLMGREN, elle ne nous paraît pas pouvoir être acceptée, à moins qu'un sévère contrôle ne vienne la justifier. Il est des appareils réticulaires dont elle ne peut donner l'explication, celui de la cellule cartilagineuse notamment, que nous avons pu voir sur les préparations de PENSA. Leur signification reste donc encore très énigmatique. Lors de la communication de NEGRI (1900), faite par le professeur GOLGI à l'*Anatomische Gesellschaft*, le professeur WALDEYER n'a pu s'empêcher de rapprocher ces formations de celles que BALLOWITZ venait de décrire dans l'épithélium postérieur de la cornée sous le nom de sphères attractives ou *centrophormies*. Sans avoir connaissance de cette remarque, nous avons fait un peu plus tard le même rapprochement (1900-*d*) à la suite d'une observation du professeur GOLGI (1). D'après BERGEN, BALLOWITZ aurait adopté cette hypothèse. OPPEL l'a reprise ensuite (*Ergebnisse der Anat.. Verdauung*, 1902). Mais dans plusieurs variétés de cellules épithéliales (prostate notamment), ZIMMERMANN a décrit un centrosome à une tout autre place que celle où l'on trouve les réseaux. Aussi VON BERGEN écarte-t-il cette interprétation. Pour lui, leur coloration par l'acide osmique semble les rapprocher de la myéline ou des lécithines; ils seraient, dans les cellules glandulaires surtout, en rapport avec les échanges fonctionnels. Ce ne seraient pas des formations permanentes. On les verrait apparaître sous forme de grains, qui se fusionnent pour constituer des filaments, disparaître par vacuolisation et par dissolution (2).

Graisse. — On trouve encore très souvent, dans la zone basale surtout, un peu de graisse, sous forme de fines gouttelettes ou granulations. Comme elles varient avec l'état d'activité de l'élément, nous n'en parlerons que dans un des chapitres suivants.

Par un ciment. Par des ponts d'union.

Mode d'union des cellules. — Dans le pancréas, comme ailleurs, on admet assez généralement l'existence d'un ciment intercellulaire. Pourtant KÜHNE et LEA, pendant l'excrétion, voient les cellules se

(1) Le professeur GOLGI faisait remarquer la ressemblance entre l'appareil réticulaire et certaines formes de paranuclei que nous venions de décrire (gonflement par l'eau), mais observait qu'il n'y a probablement aucune relation, vu la position différente des deux formations. La discussion (à la suite de notre communication et de celle de M. TRIBONDEAU) a été incomplètement reproduite, vu sa longueur.

(2) VON BERGEN s'élève encore contre la confusion faite entre ces réseaux et les canaux irréguliers s'ouvrant souvent à la surface de la cellules nerveuse. Il les considère avec NÉLIS comme artificiels, produits par les réactifs. Les vrais réseaux n'apparaissent sous la forme de canalicules (jamais voisins de la surface) que quand leur substance a été dissoute. Il faudrait donc rejeter le nom de *Saftkanælchen* comme celui de *Trophospongien*.

rétracter, s'isoler l'une de l'autre par un trait net, quelquefois à double contour (sur le vivant). RENAUT (1899) admet, d'après les nitratations, un ciment solide ne s'élevant qu'à une faible distance sur les plans cotés à partir de la base; au delà serait une sorte de ciment très mou, presque fluide.

D'après KOLOSSOW (1898), qui travaille avec un liquide fixateur spécial (1), il n'y a pas de ciment intercellulaire, mais tous les éléments sont réunis par de nombreux *ponts d'union* protoplasmiques, ce qui est d'ailleurs pour lui un caractère général des épithéliums. Ces ponts seraient ici lamelleux (pancréas du Chat), se recoupant mutuellement de façon à former une nappe d'espaces alvéolaires entre deux éléments voisins. Aux angles, les ponts manqueraient de façon à réserver des canaux intercellulaires qui pourtant ne sont peut-être pas préformés, n'apparaissent que par retrait (2). Nous n'avons jamais vu ces ponts d'union dans le pancréas ; il faut ajouter que nous n'avons pas eu encore le temps d'essayer la méthode de KOLOSSOW.

(1) Acide osmique, acide azotique, acide acétique, azotate de potasse : — traitement ultérieur par l'acide osmique, puis le tannin.

(2) Nous retrouverons ces canaux au chapitre VIII.

CHAPITRE VI

L'ÉLÉMENT SÉCRÉTEUR EN ACTIVITÉ

Nous connaissons maintenant la cellule à l'état statique, à l'état de repos, mais en charge. Ce repos est généralement fugace, rarement complet. Reprenons donc l'élément, et étudions-le à l'état dynamique, dans les diverses phases de son activité.

Ici, nous nous trouvons en présence de faits d'ordres très divers. Les uns, mis en lumière par R. Heidenhain surtout, concernent les variations d'ensemble du matériel de sécrétion et sont devenus classiques; nous n'aurons guère qu'à les rappeler. Les autres concernent les toutes premières phases du travail d'élaboration (rôle du noyau, parasome, ergastoplasme), et sont encore en pleine discussion. Ils feront l'objet d'un second chapitre.

Rappelons d'abord cette donnée, également classique aujourd'hui (1). C'est qu'il existe d'une facon générale dans le travail de toute cellule glandulaire deux phases : 1° une *phase* de « sécrétion cellulaire » (Ranvier), ou plutôt d'*élaboration* (vraie période de sécrétion de Ranvier), phase capitale dans laquelle la cellule fabrique et renouvelle son matériel de sécrétion. — 2° une phase « d'*excrétion cellulaire* » (Ranvier) pendant laquelle elle le rejette tel quel, ou à l'aide d'une nouvelle transformation, dans les voies d'exorétion. Cette dernière correspond à ce que les physiologistes considéraient d'abord à tort comme la véritable phase de travail sécrétoire de la glande, par ce que c'est celle où l'on voit l'organe se congestionner et vider ses

(1) Voir les travaux de Ranvier (Traité technique), R. Heidenhain, Nussbaum, Langley, Nicolas, Gley, Van Gehuchten, etc.

émonctoires. Les deux phases chevauchent souvent d'ailleurs l'une sur l'autre.

Recherches d'Heidenhain.

Les recherches de Rudolf Heidenhain (1875 à 1883) sur le pancréas ont largement contribué à établir cette loi. Heidenhain fait prendre à des Chiens, tenus à jeun depuis quarante-huit heures, un repas de viande de plusieurs livres, à discrétion, les sacrifie successivement aux différentes phases de cette copieuse digestion, et fixe chaque fois des fragments de pancréas.

Une période d'élaboration (augmentation). Une période d'excrétion (leur rejet).

L'estomac était vide vers la vingtième heure seulement. Heidenhain (1875) divise ce temps en deux périodes, de six à dix heures chacune. Dans la première, la zone interne « grenue» [apicale] de la cellule, décroît et s'amoindrit jusqu'à disparaître dans quelques éléments ; dans la deuxième au contraire elle se reforme aux dépens de l'externe homogène [basale], et tend à empiéter sur elle. Dans la première, cellules et culs-de-sac reviennent sur eux-mêmes, diminuent de volume ; dans la seconde, ils gonflent au contraire; les noyaux peuvent être comprimés par les grains. En un mot (Heidenhain, 1883) (1), la cellule transforme d'abord ses « grains de zymogène » en sécrétion définitive, qui s'écoule dans la lumière centrale, et l'élément se trouve diminué (travail de destruction). Mais la « substance homogène » [cytoplasme] recommence bientôt (2) à se reformer et à s'accroître aux dépens des matériaux nutritifs (travail de réparation), et, dans la seconde phase, régénérée, gonflée par l'addition d'un plasma nouveau, elle se transforme, à la limite des deux zones, en grains de préferment qui s'ajoutent au reste de l'amas apical ou le reconstituent.

Jamais les différentes phases de ce cycle ne sont rigoureusement simultanées dans l'ensemble des cavités sécrétantes, même dans les

(1) Heidenhain, dans son premier mémoire (1875), ne parle que de zone grenue et de zone ou substance homogène, qu'il oppose l'une à l'autre, la première représentant le matériel de sécrétion et décroissant dans la première phase. Il a pourtant décrit individuellement, sur la cellule fraîche et après l'action de l'acide osmique, les grains de la zone apicale, mais ne les a pas suivis de très près dans ses expériences, ne les a pas très complètement séparés, dans son énoncé, du cytoplasme de la zone apicale, parce qu'il étudiait de simples fixations à l'alcool, où les grains ne sont guère conservés. C'est Kühne et Lea d'une part chez le vivant (1876, 1882) qui ont surtout suivi le sort de ces grains au cours de la digestion. C'est d'autre part Nüssbaum (1877-1882) qui s'est efforcé d'etablir que, dans le pancréas et les glandes séreuses en général, ce sont les grains brunissant par l'acide osmique qui représentent le ferment [préferment], augmentent ou diminuent selon la teneur de la glande en ferment. Langley (1879, 1880), Ranvier (1869-1886) ont largement contribué aussi à établir que le grain élaboré par le protoplasme représente le véritable matériel de sécrétion, mais ils ont travaillé presque exclusivement sur les salivaires et la lacrymale. Ces auteurs ont donc peu à peu précisé les données premières de Heidenhain, et celui-ci, dans son travail définitif (1883), put être plus net, et affirmer que les grains spéciaux de la zone interne sont sans aucun doute « le matériel pour la formation des ferments de la glande », c'est-à-dire le zymogène.

(2) En réalité, cette nouvelle élaboration commence généralement avant l'achèvement de la phase précédente.

conditions un peu spéciales où s'est d'abord placé HEIDENHAIN. Les divergences sont encore plus grandes si l'on donne un second repas avant l'achèvement du cycle complet, et l'on observe un mélange de plages dont les unes sont au premier, les autres au second stade; les unes continuent à excréter, tandis que les autres sont en pleine régénération. La mise en train successive est l'état habituel, et, grâce à cet artifice, la glande ne se trouve presque jamais complètement épuisée; elle possède toujours, en certains de ses acini au moins, une réserve de grains de Cl. Bernard. La chose est encore plus marquée chez les animaux habitués à des repas fréquents, et surtout chez ceux qui, comme le Lapin, n'ont jamais l'estomac complètement vide (1).

Dans le cas de fistule permanente, chez le Chien, l'excitation ininterrompue entraîne le rejet par la cellule des grains à mesure qu'ils sont formés; l'amas apical est réduit presque à rien; l'élément reste petit, tout dénote son état de fatigue. En même temps, le suc pancréatique s'appauvrit en ferment.

Le grain est le matériel de sécrétion, correspond au préferment.

HEIDENHAIN établit enfin que les grains de Cl. Bernard représentent bien le matériel destiné à la formation du ferment. puisque les variations dans la quantité de zymogène qu'on peut extraire de la glande aux différentes phases de la digestion sont parallèles aux variations d'étendue des amas granuleux Mais les granules ne sont pas le ferment lui-même, puisque l'extrait glycérique de la glande, prise sur l'animal encore vivant, n'agit d'abord pas sur les albuminoïdes, ne contient point de trypsine, mais seulement une substance capable d'en engendrer (par oxydation, au contact de l'oxygène).

Vérification sur l'animal vivant.

KÜHNE et LEA (1876-1882) ont complété par l'observation sur l'animal vivant. A l'aide d'ingénieuses dispositions, et grâce à une irrigation continue de sérum artificiel chaud, ces auteurs sont parvenus à maintenir la circulation et les processus vitaux dans la mince nappe glandulaire intra-mésentérique du Lapin, attirée en dehors de la cavité abdominale. Dans ces conditions, on aperçoit deux sortes de culs-de-sac (*fig. 17*), les uns gros, gonflés, à contour lisse, les autres revenus sur eux-mêmes, à contour dentelé, crénelé : ils correspondent aux deux phases de la sécrétion. Si l'on suit un cul-de-sac commençant à sécréter et passant de l'état lisse à l'état dentelé, on voit, dans la zone externe de la cellule, la striation s'accentuer; dans la zone interne, au voisinage immédiat de la lumière centrale, les grains per-

(1) Il contient toujours au moins quelques crottes, que l'animal vient d'avaler.

dre de leur réfringence, devenir clairs, transparents. Ils font place à des sortes de vacuoles, qui disparaissent à leur tour ; l'amas granuleux s'appauvrit et se retire lentement tout au sommet de la cellule. L'élément, jusque-là gonflé et dont on ne distinguait pas les limites, se rétracte, s'isole de ses voisins par une ligne à simple ou à double contour. Le cul-de-sac, revenant sur lui-même, mais inégalement, prend l'aspect dentelé.

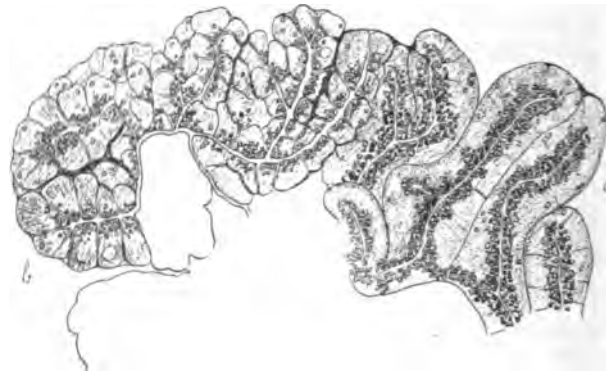


Fig. 17. — Variations pendant la sécrétion. — Portion de lobule du pancréas du Lapin prise sur les bords de l'organe. Observation faite sur le vivant d'après Kühne et Lea.

a, groupe de culs-de-sac lisses ; — *b*, groupe de culs-de-sac dentelés, épuisés. — Figure empruntée au *Journal de l'Anatomie*, 1894.

Vérifications. Les principaux faits histo-physiologiques établis par Heidenhain, Kühne et Lea, ont été depuis amplement vérifiés par la plupart des observateurs (1). Mais Heidenhain, fixant par l'alcool, qui généralement ne conserve pas les graisses, colorant à l'hématoxyline ou au carmin qui ne les teignent point, avait surtout vu, dans ses expériences, les vacuoles qui succèdent à leur dissolution par le réactif. Depuis

(1) Ainsi, tout récemment encore, Fichera (1903) a donné d'après le Chien une bonne planche en couleur représentant les acini respectivement à la sixième, à la seizième et à la quarante-huitième heure après le repas d'épreuve. A la sixième, cellule et acinus sont au maximum d'épuisement (la zone basale tend à prédominer), à la seizième, cellule et acinus sont gonflés et bourrés de zymogène, la zone basale est très réduite. Fichera conclut également de ses expériences (contre Herzen) que le grain de zymogène peut être formé sans participation de la rate, car il ne trouve aucune différence dans la cellule pancréatique aux différents stades quand il opère sur des animaux normaux ou au contraire sur des chiens dératés — Braitmayer (1904), d'après Oppel, chez le Pigeon, trouve au moment le plus actif de la digestion (sixième heure environ), le pancréas pauvre en grains sur les coupes et pauvre en ferment dans les macérations. A jeûn, les cellules sont riches en grains, les macérations contiennent abondamment les trois ferments.

qu'on prend soin de les bien fixer (Nüssbaum, Podwyssotski) (1), et de les colorer (Ogata, etc.), on a obtenu des images plus nettes.

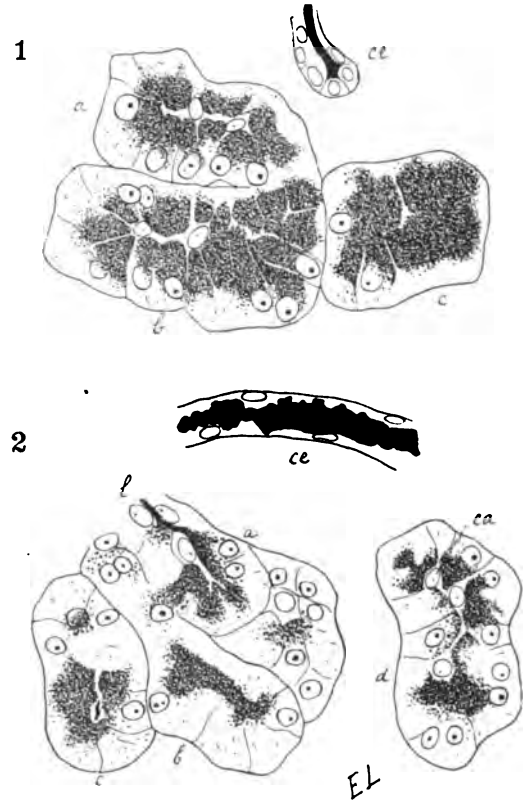


Fig. 18. — Variations pendant la sécrétion, d'après Wertheimer et Laguesse (1901).

1. — Pancréas du Chien; fragment prélevé après excitation réflexe; — les fins canaux *ce* ne contiennent qu'un coagulum mince, étoilé; — les acini, *a*, *b*, *c*, sont bourrés de grains comme au repos.
2. — La même glande après une seconde excitation, mais par la pilocarpine; — fins canaux *ce* presque partout distendus par un large coagulum mamelonné, refoulant et aplatissant les cellules; existence de larges aires où, comme en *a*, *b*, *c*, *d*, les acini sont en voie d'épuisement manifeste; — nombreux filaments ergastoplasmiques à la base. — (Liq. J; hématoxyline au fer; *Apoch.* imm. Zeiss, camera).

Sur un cul-de-sac coupé en travers, Heidenhain voyait autour de la lumière un cercle clair incolore, formé par l'ensemble des vacuoles, entouré d'un cercle sombre formé par l'ensemble des zones basales;

(1) Heidenhain lui-même les a fixés à l'acide osmique, mais ne s'est pas servi de ce moyen dans ses expériences capitales.

pendant la phase d'élaboration le premier augmentait aux dépens du second. C'était une sorte d'image négative. On peut obtenir aujourd'hui l'image positive avec deux cercles analogues, mais dont le premier est de beaucoup le plus coloré, étant constitué d'un amas de grains qui prennent intensivement la safranine, l'hématoxyline au fer, etc. (1). Gulland (1898) en a donné deux bonnes figures comparatives chez la Truite. Nous en reproduisons ici deux analogues chez le Chien (*fig. 18*; Wertheimer et Laguesse, *Physiologie* de Morat et Doyon).

Résorption dans le jeûne prolongé.

Le grain de Cl. Bernard est donc une des caractéristiques de la cellule pancréatique. Il l'est à ce point qu'il est difficile sur un animal sain, pris à différentes périodes de la digestion ou à jeun, de trouver un groupe de cellules qui en soient complètement privé. R. Heidenhain a montré que normalement, après rechargement de la cellule, un *jeûne prolongé* amène pourtant la *résorption* d'une partie de ces grains. D'après E.-W. Carlier (1896), chez le Hérisson, l'hibernation n'empêche pas les cavités sécrétantes de présenter les différents stades de la sécrétion, et à côté d'acini très pauvres en granules, d'autres en sont très chargés. C'est surtout au centre des lobules qu'on trouve les premiers. La sécrétion continuerait donc, mais très faible. Mais sur des Souris blanches en état d'inanition prolongée, Jarotsky (1899) ne trouve plus que quelques grains de zymogène ; les cellules diminuent fortement de volume. Quand la diète est partielle, c'est surtout dans la diète de graisse qu'ils seraient diminués. Chez la Couleuvre (L., 1902-*d*) (2), nous voyons, au sixième jour du jeûne, les grains déjà peu abondants et petits. Au delà, ils continuent à diminuer de nombre et de taille; au dixième jour, ils sont très petits et très clairsemés. A partir du soixante-douzième, ils ont généralement disparu de la presque totalité des cellules. Ce n'est que de place en place qu'on peut en retrouver quelques-uns. Nous avons montré que c'est bien un phénomène de résorption, les lumières acineuses étant généralement vides. Les éléments sont considérablement diminués de volume, dans le rapport du simple au double. Mais, comme l'a déjà remarqué Jarotsky chez la Souris, le noyau est beaucoup moins atteint : il remplit presque la cellule.

(1) Les variations n'en sont que plus nettes. Il faut pourtant se tenir en garde contre certaines causes d'erreur. L'acide osmique, le sublimé, etc., ne pénètrent pas loin, et les grains se dissolvent au centre du fragment. L'acide osmique, même là où il pénètre, peut encore, comme l'a démontré Nüssbaum, dissoudre certains grains. Nous ajouterons qu'il les fait souvent disparaître sans en laisser de traces, sans vacuoles persistantes. Enfin, il est nécessaire d'observer de larges ou de nombreux fragments, les acini, comme l'a montré Heidenhain, étant loin de sécréter tous simultanément.

(2) Nous avions déjà fait une constatation analogue chez la Salamandre (1900-*b*).

Pour en finir avec les grains, il faut nous arrêter un instant sur leur *mode d'excrétion*. Nous avons déjà vu que d'après Kühne et Lea (1882), les grains, en grossissant, montent vers le sommet de la cellule, et que là on les voit pâlir, faire place à des sortes de vacuoles qui disparaissent à leur tour. Mathews (1899) confirme que les grains voisins de la lumière sont plus solubles. Il montre cette sorte de mûrissement du grain plus marqué encore dans les glandes gastriques du Lézard. Mouret (1894-*b*, 1895) note encore (Chien, Grenouille), après sécrétion provoquée par la pilocarpine, l'existence de vacuoles « en général sphériques, de volume inégal, mais supérieur à celui des granulations de zymogène », et qui peuvent occuper la zone basale comme la zone apicale. On sait que Ranvier, dans les cellules caliciformes (membrane rétro-linguale de la Grenouille), a vu sur le vivant monter dans l'élément des vacuoles aqueuses, qui se chargent de mucigène au passage. Pour Mouret, ce sont des vacuoles analogues, apportant de l'eau et les sels inorganiques.

Mode d'excrétion des grains.

Vacuoles de sécrétion.

« C'est sans doute, ajoute-t-il (1894-*b*), sous l'action dissolvante de l'eau fournie par ces vacuoles que les granulations zymogènes perdent leur caractère, et se transforment en une matière homogène, soit dans la lumière du tube sécréteur, soit un peu plus loin, dans les tubes excréteurs. » Dans la lumière, en effet, il retrouve « une matière homogène », colorée comme les grains (rouge par la safranine, et par la fuchsine acide). Assez souvent elle contiendrait même des granulations intactes, qui ne se fusionneraient que dans les plus gros conduits. « Dans certains acini, le sommet des cellules est coloré en rouge d'une façon un peu diffuse, comme si la substance des granulations s'était dissoute dans le protoplasme cellulaire avant de tomber dans la lumière du tube glandulaire. »

D'autre part, dès 1891, Ramon y Cajal et Claudio Sala avaient obtenu chez le Hérisson, par la méthode de Golgi, la coloration en brun noir des lumières acineuses, et vu, de cette tige sombre ou de ses ramuscules intercellulaires, se détacher des sortes de massues, de dilatations ampullaires, qui semblent pénétrer dans le corps même de la cellule, et correspondre par conséquent, en partie au moins, aux vacuoles de sécrétion de Kupffer, Pfeiffer et Oppel. Dogiel (1893) a représenté depuis des images analogues par la même méthode chez l'Homme, et nous les avons obtenues nous-même chez le Mouton (L., 1899-*b*). Mais nous avons en outre montré (1894-*b*) qu'on retrouve ces massues par simple fixation à l'acide osmique sur une glande en digestion. Elles se teignent en brun, comme le cylindre de

Images en massues par la méthode de Golgi.

Par l'acide osmique.

sécrétion de la lumière, avec lequel elles sont en continuité (1); la safranine, le violet de gentiane, l'hématoxyline au fer les colorent vivement, mais un peu plus pâles en général que les grains de sécrétion, ce qui est l'indice d'un certain degré de dilution. Elles sont particulièrement nettes chez le Mouton (*fig. 19*), mais nous les retrouvons aussi chez le Chien (WERTHEIMER et LAGUESSE, 1901). Ces massues pénètrent souvent assez loin dans la cellule, au milieu de l'amas granuleux, et viennent prendre la place d'un ou de plusieurs grains fusionnés. Assez souvent le pédicule est grêle, l'extrémité sphérique;

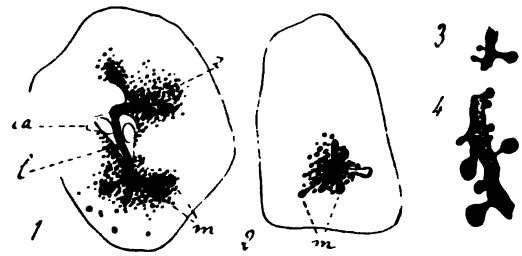


Fig. 19. — Canalicules intraépithéliaux chez le Mouton adulte.

1, 2, fixation par l'acide osmique; — *l*, lumière de l'acinus remplie de suc bruni par l'acide osmique; — *m*, massues (capillaires de sécrétion) qui en représentent des diverticules, également remplis de suc (période d'excrétion); — *z*, grains de Cl. BERNARD; — *ca*, centro-acineuses; — *3* et *4*, deux portions de lumière imprégnées par la méthode de GOLGI, et montrant des diverticules de tailles et formes diverses. (ZEISS, obj. 2 mm, ap. 1.40, oc. 6; — oc. 8 et 4, camera.)

c'est un demi-haltère plutôt qu'une massue, et le volume peut égaler celui d'un simple grain. Nous ne pouvons donc douter que ces images ne représentent chacune soit un, soit plusieurs grains fusionnés en train de passer dans la lumière, en voie d'excrétion. Mais ce n'est que très rarement que nous avons trouvé dans cette lumière des grains reconnaissables (2); le plus souvent c'est une masse homogène, ou presque homogène.

Il est donc probable que, normalement, il n'y a ni rejet brutal du grain, ni destruction, c'est-à-dire dissolution de ce grain dans le

(1) Nous reviendrons plus loin sur ces faits à propos des capillaires de sécrétion. chapitre VIII.

(1) Dès 1882, PODWYSSOTSKI a établi qu'ils manquent dans la lumière des acini et des canaux. MOURET les trouve après l'action de la pilocarpine à assez forte dose, c'est-à-dire dans des conditions qui ne sont rien moins que normales. Plusieurs auteurs ont décrit depuis des grains dans la lumière; mais la plupart s'accordent à reconnaître la présence d'un coagulum à peu près homogène, c'est-à-dire ne montrant qu'un précipité excessivement fin [dont les granules n'ont par conséquent aucun rapport avec les grains de Cl. BERNARD].

cytoplasme pour permettre à sa substance de franchir par osmose la couche limitante de la cellule (et la cuticule décrite par RENAUT); il y a, semble-t-il, seulement confluence du grain avec la sécrétion contenue dans la lumière. Cette confluence se comprendrait déjà sans aucune dilution, car il ne s'agit pas ici d'un corpuscule solide dur, mais d'une substance semi-fluide, et quelques auteurs même ne veulent employer pour le désigner que le terme de gouttelette (HELD par exemple dans les glandes salivaires, d'autres à sa suite dans le pancréas). Mais elle doit être aidée par un apport liquide fourni en ce moment par le cytoplasme, puisque les massues sont généralement moins colorées que les grains, parfois d'une autre couleur (L., 1899-*b*), et paraissent manifestement plus fluides. Ce ne sont donc plus des grains ; ce sont des grains en voie de dissolution ou de dilution, c'est-à-dire des *vacuoles de sécrétion*, qui viennent confluer avec la sécrétion encore très dense accumulée dans la lumière. Peut-être cette eau est-elle apportée par les vacuoles claires décrites par MOURET, et que nous avons également trouvées chez le Mouton (1899-*b*), dans des fragments fixés à l'acide osmique (en dehors de l'emploi de tout excitant artificiel), sans pouvoir affirmer pourtant que le réactif n'est pour rien dans cette vacuolisation.

Mouvement vacuolaire.

RENAUT (1899) admet aussi un « mouvement vacuolaire »; la fixation brusque dans le sublimé concentré lui a montré des vacuoles dans la zone basale, mais il ne peut assurer que ce ne sont pas des productions artificielles.

Chez le Chien pilocarpinisé, nous avons pu encore observer parfois, aussi bien dans la zone basale que dans l'apicale, des vacuoles ou des boules souvent très grosses, mais assez vivement colorables, contenant évidemment une matière de sécrétion autre que de l'eau. Tous les auteurs se servant de la pilocarpine (OGATA, MELISSINOS, VER EECKE), ont figuré des images de ce genre [en partie au moins anormales, nous semble-t-il], et dont ils donnent les interprétations les plus diverses ; certaines ont été considérées comme des paranuclei.

La sécrétion dans la lumière de l'acinus : cylindre réfringent homogène.

Voici donc *le matériel de sécrétion excrété, parvenu dans la lumière de l'acinus*. A ce moment, observée sur le tissu frais, la lumière paraît distendue par un cylindre homogène, réfringent, d'aspect vitreux rappelant assez celui de la myéline. Cette substance a des réactions assez semblables à celles des grains, quoique un peu moins prononcées sous une même épaisseur. Elle brunit par l'acide osmique. Après fixation par ce réactif, par le sublimé et par les mélanges où

l'un ou l'autre sont en quantité suffisante (1), elle se colore vivement par la safranine, le violet de gentiane, l'hématoxyline au fer, l'éosine. Nous avons vu qu'on la retrouve à peu près telle dans les plus fins canaux, commençant pourtant à se diluer un peu, à se colorer moins, et que le suc devient tout à fait différent dans les collecteurs de moyen et de gros calibre, par l'afflux d'une sécrétion accessoire nouvelle.

Que représente-t-elle?

On sait combien est multiple l'action du suc pancréatique une fois versé dans l'intestin ; *à quels éléments de ce suc correspond la sécrétion que nous venons de laisser dans la lumière des acini? à quels éléments correspond le grain de Cl. Bernard?* C'est une question complexe, à laquelle R. Heidenhain n'a pas complètement répondu, et dont les données physiologiques nouvelles appellent la revision.

R. Heidenhain, dans les expériences que nous avons rapportées plus haut, ne s'occupait guère que du ferment des albuminoïdes. Il a donc surtout établi, jusqu'à preuve du contraire, que le grain de sécrétion représente le trypsinogène, un préstade du ferment trypsique ou protéolytique.

Contient-elle l'amylopsine? C'est peu probable.

On admet souvent (2) qu'il contient également en puissance le ferment diastasique (amylopsine) et le ferment des graisses (stéapsine). Mais rien n'est moins démontré, et quelques faits permettent d'en douter fortement. Ainsi Dastre (*Soc. de Biologie*, 1893, p. 649), a montré qu'une très courte macération (3), de gros fragments dans l'eau salée, chez l'animal en digestion, donne le liquide le plus riche en diastase qu'on puisse obtenir (4), mais qui ne contiendrait point de traces sensibles de ferment protéolytique. Au contraire, des macérations plus longues de glande hachée menu sont riches en trypsine et pauvres en amylopsine. Sur l'animal à jeun depuis plusieurs jours (Porc), cette dernière semble presque disparue ; elle ne doit pas être représentée par les grains de Cl. Bernard.

(1) Par le liquide de *Bouin* également. Le mélange de Flemming ne suffit en général à fixer ni ce *secretum* ni les grains de Cl. Bernard ; pour y arriver, nous employons un mélange chromo-osmo-acétique plus fort (liq. J., Voir Laguesse, 1901).

(2) Heidenhain l'admettait lui-même, d'après la phrase que nous avons reproduite page 608 [66], note 1.

(3) Une heure à la température du laboratoire, quinze minutes à la température de 40° (Porc, Chien).

(4) Dans des fragments ainsi traités, nous avons constaté que les acini même les plus périphériques sont encore bourrés de zymogène. Dans certains essais (Laguesse et Debeyre, 1905), nous avons obtenu par un lavage de quelques minutes des fragments un liquide riche en amylase, mais montrant déjà un léger pouvoir protéolytique sur les tubes de Mette (après addition d'entérokinase).

WERTHEIMER, d'autre part (*Soc. de Biologie*, 1901, p. 139), montre que chez le Chien, à jeun ou en digestion, l'injection dans le duodénum d'une solution excitante (acide chlorhydrique dilué, essence de moutarde, etc.), provoque la sécrétion d'un suc pancréatique saccharifiant l'amidon, mais sans action sur l'albumine (1), tandis qu'après repos, chez le même sujet, l'injection intraveineuse de pilocarpine donne un suc présentant à la fois l'action des deux ferments.

Au cours de ces dernières expériences, si l'on fixe avec soin, chez le même sujet, plusieurs petits fragments pris en des points divers de la glande (WERTHEIMER et LAGUESSE, 1901), avant et après la première excitation et après la seconde, on constate que la teneur des cellules en grains n'a pas sensiblement varié après l'action de l'acide, même prolongée, tandis qu'elle a évidemment baissé après l'excitation par la pilocarpine : certains acini sont à demi épuisés (2) (*fig. 18*). De plus, dans les derniers fragments, on constate dans les cavités sécrétantes des signes d'excrétion manifeste (apparition des massues), et, dans les plus petits canaux, une distension par la sécrétion. Au contraire, dans les fragments prélevés après excitation réflexe, ces signes manquent ou sont très peu marqués, mais l'épithélium des canaux moyens et gros est maintenant en voie de sécrétion, et leur lumière est remplie d'un coagulum peu colorable et finement granuleux (à l'inverse de celui qui provient directement de la fonte du grain de Cl. Bernard). Il semble donc que ce soit dans les cellules canalaires qu'est localisée la sécrétion, non seulement de l'eau de dilution, comme nous l'avons vu ailleurs, mais probablement aussi du ferment diastasique ; ce pouvoir sécréteur pouvant remonter jusqu'aux cellules centro-acineuses, peut-être même aux principales (3), mais paraissant surtout provenir des canaux moyens.

Le développement fournit encore d'autres faits à l'appui. En effet, nous avons constaté l'existence des grains de Cl. Bernard chez des fœtus de Mouton très jeunes (65 millimètres) et aussi chez le fœtus humain. Or, d'après les travaux de LANGENDORFF, ZWEIFEL, KOROWIN,

(1) Nous verrons plus loin que cela ne prouve pas qu'il soit privé de trypsinogène. D'après M. WERTHEIMER, ce suc, convenablement traité, devient protéolytique ; il y a donc dissociation de la sécrétion, en ce sens seulement qu'on peut obtenir par ces deux procédés deux sucs qui, recueillis au sortir de la canule ont une réaction différente.

(2) Nous reproduisons ici la figure que nous en avons donnée dans le *Traité de Physiologie* de MORAT et DOYON, 1904, p. 381, t. I.

(3) Ce serait, dans ce dernier cas, une sorte de sécrétion banale fournie par tous les éléments épithéliaux de la glande. Cela n'empêche point que la sécrétion diluante, commencée dans les canaux intercalaires où le *secretum* pâlit déjà, ait son lieu d'élection dans les canaux moyens.

GILLET (cités d'après HÉDON, 1901), le ferment amylolytique manque encore dans le pancréas de l'enfant nouveau-né, et n'apparaît qu'entre le deuxième et le troisième mois. Au contraire, la trypsine apparaîtrait au commencement du dernier tiers de la vie intra-utérine d'après ALBERTONI, au commencement du cinquième mois fœtal d'après LANGENDORFF. Ajoutons toutefois qu'il paraît y avoir des variations assez considérables selon les espèces, puisque chez le Porc, LANGENDORFF constate l'existence de l'amylopsine dans le pancréas fœtal d'embryons de 90 à 100 millimètres. Il faut enfin rapprocher de ces faits l'expérience de LIVERIDGE (cité par MATHEWS), montrant qu'après que tout le ferment diastasique a été enlevé du pancréas par un long lavage, on peut, en hachant le résidu, l'exposant quelques heures à l'air, obtenir de nouveau un ferment diastasique actif.

L'amylase n'est donc probablement pas contenue en puissance dans le grain de CL. BERNARD. En serait-il de même pour le ferment des graisses (stéapsine), qui semble souvent marcher de pair avec elle? Rappelons simplement au passage les gouttelettes d'une substance de nature évidemment graisseuse, que nous avons trouvées dans les expériences avec M. WERTHEIMER, et sur lesquelles nous avons attiré plus haut l'attention à propos des canaux intercalaires. Il y a lieu de se demander s'il n'y aurait pas un rapport entre ces gouttelettes et le ferment des graisses? Ajoutons qu'en plusieurs cas elles nous ont paru exister au maximum d'abondance avant toute excitation.

Contient-elle le trypsinogène? On peut en douter.

Le grain de CL. BERNARD, qui a paru un instant contenir sûrement les trois ferments associés, est donc peut-être réduit au seul trypsinogène. Nous allons voir dans un instant que cette donnée même n'est plus, à l'heure actuelle, aussi absolument inattaquable qu'elle en avait l'air, et que de nouvelles études sont nécessaires pour la confirmer.

Données physiologiques nouvelles.

En effet, laissons de côté le grain, et revenons au suc pancréatique tel qu'il existe dans les canaux collecteurs. En partant des expériences d'HEIDENHAIN, on admettait, il y a peu de temps encore, qu'il contient, au moment où il va être déversé dans l'intestin, le ferment trypsique à l'état achevé et prêt à l'action, tout au moins sur l'animal en digestion ou pilocarpinisé : le trypsinogène aurait été transformé en trypsine lors de sa dissolution, de son excrétion cellulaire, ou plus loin dans le trajet. Or, nous nous heurtons ici à deux découvertes physiologiques récentes (sécrétine, entérokinase) dont nous sommes obligé de dire quelques mots, car elles peuvent amener un remaniement des données classiques léguées par HEIDENHAIN, et par ceux qui ont approfondi le même sillon.

A la suite des recherches de PAWLOW sur la digestion, son élève CHEPOWALNIKOFF (1899) a montré que le suc intestinal a la propriété de renforcer d'une façon très intense le pouvoir protéolytique du suc pancréatique, et, comme l'ébullition détruit cette propriété, il en conclut qu'elle est due à un ferment soluble, qu'avec Pawlow il appela *entérokinase*. On peut le retirer des macérations de muqueuse intestinale. DELEZENNE (1901, *Soc. de Biologie*), CAMUS et GLEY (*id.*) confirmèrent ; et le premier de ces trois auteurs surtout accumula les preuves ; on ne saurait plus douter que l'entérokinase ne soit un ferment soluble capable d'agir sur un autre ferment. DELEZENNE (1901 à 1904, *Soc. de Biologie*) trouve en outre que les leucocytes contiennent une kinase (kinase leucocytaire) possédant des propriétés analogues à celles de l'entérokinase, et croit pouvoir admettre que les leucocytes de la muqueuse intestinale (follicules, amas lymphoïdes) sont les producteurs ou tout au moins les porteurs de cette dernière. Découverte de l'entérokinase.

Pour PAWLOW encore, le suc pancréatique contenait tantôt du trypsinogène, tantôt de la trypsine, ou un mélange des deux; l'entérokinase, à l'arrivée dans l'intestin, convertissait tout le trypsinogène inactif en ferment actif ou trypsine. DELEZENNE et FROUIN établissent que le suc pancréatique recueilli directement dans le canal à l'aide d'une canule est *toujours inactif*, si l'on a soin pourtant de rejeter les premiers centimètres cubes, qui, pendant leur stase dans le canal, sont souillés de microbes capables de fabriquer de la kinase. HEIDENHAIN admettait qu'une macération de pancréas ne contient d'abord que du zymogène (trypsinogène) qui, par l'action prolongée d'un acide, par une sorte d'oxydation, se transformait en trypsine. D'après DELEZENNE et de nombreux expérimentateurs, on tend à admettre aujourd'hui que la macération de pancréas, faite et conservée aseptiquement, reste toujours inactive; une macération active ne peut être obtenue que si on y laisse pénétrer des microbes ou des leucocytes fabricants de kinase, ou si l'on y ajoute de l'entérokinase. Il semble donc, pour DELEZENNE, qu'il n'y ait plus lieu de parler d'un trypsinogène qui ne serait que le préstade du ferment, et qui serait obligé de subir une transformation chimique. Le suc pancréatique, la macération de pancréas même, contiendraient d'emblée le ferment protéolytique, mais à l'état inactif, et capable seulement de devenir actif par son mélange avec un autre ferment (kinase), jouant le rôle de substance sensibilisatrice.

Découverte de la sécrétine.

D'autre part, les recherches de WERTHEIMER et LEPAGE (*Soc. de*

Biologie) (1), complétées par celles de BAYLISS et STARLING (*Journal of Physiology*, 1902) amenaient ces derniers auteurs à la découverte de la *sécrétine*. Une macération de muqueuse intestinale dans l'acide chlorhydrique à 4 p. 1000, injectée dans les veines, produit un flux abondant de suc pancréatique (BAYLISS et STARLING). La simple injection d'acide dans l'intestin produit même résultat. Il existe donc dans la muqueuse une substance (sécrétine) qui sous l'action de l'acide est mise en liberté, peut-être modifiée, passe dans la circulation. et arrive par là au pancréas qu'elle excite. Elle semble agir directement sur la cellule. ENRIQUEZ et HALLION donnent une preuve plus élégante de cette excitation purement humorale, en montrant qu'on obtient le même flux sécrétoire sur un second Chien, si on lui transfuse simplement, pendant l'expérience, le sang chargé de sécrétine du premier (*Soc. de Biologie*, 1902). La sécrétine paraît, d'après ses caractères, être un second ferment soluble, différent de l'entérokinase, une sécrétion interne de la muqueuse intestinale, alors que l'entérokinase représente une sécrétion externe (2).

Revision nécessaire des travaux d'histo-physiologie.

On comprend que, dès à présent, la découverte de ces deux substances jette un certain trouble dans des résultats que l'on considérait comme définitivement acquis depuis HEIDENHAIN, et demande la revision des travaux antérieurs. En effet, les recherches d'histophysiologie étaient toutes basées sur l'activité ou l'inactivité constatée des macérations ou du suc recueilli. Or, on nous dit actuellement qu'au point de vue protéolytique, ce suc, aseptique, *doit être toujours inactif* en l'absence d'une kinase entérique, leucocytaire ou microbienne, et que

(1) On savait que l'introduction d'acide chlorhydrique dilué dans l'intestin accélère beaucoup la sécrétion pancréatique, et l'on croyait cette accélération due à une action réflexe. POPIELSKI, montrant qu'elle persiste après section du pneumogastrique, avait cru pouvoir localiser le centre réflexe dans le pylore. WERTHEIMER et LEPAGE démontrèrent successivement que l'action de l'acide persiste : — « 1° malgré l'ablation du pylore; — 2° malgré la destruction des ganglions solaire et mésentériques supérieurs; — 3° malgré la destruction de la moelle ; — 4° malgré l'anesthésie la plus profonde; — 5° malgré des doses massives d'atropine » (WERTHEIMER, *Soc. Biol.*, 1902, p. 473). L'ensemble de ces données avait fait douter un moment les deux auteurs que la réaction sécrétoire fût sous l'action du sytème nerveux, et ils avaient fait dans ce sens deux séries d'expériences : injection directe dans les veines : — 1° de la solution acide ; — 2° de la même solution après séjour dans l'intestin, pour vérifier si l'acide n'agirait pas par lui-même mais par l'intermédiaire d'une substance nouvelle produite dans l'intestin. Malheureusement, ces deux sortes d'expériences avaient donné des résultats négatifs qui arrêtèrent un moment WERTHEIMER et LEPAGE. Or, la substance nouvelle existe bien en effet, mais elle se forme dans la muqueuse même. C'est ce que BAYLISS et STARLING montrèrent : une macération de la muqueuse dans l'acide leur donna, après injection dans la circulation, un flux abondant de suc pancréatique.

(2) LAUNOY (1904-*d*) a publié un résumé plus complet de tous ces travaux dans la *Biologie médicale* (t. II, juin 1904).— Voyez encore la *Physiologie* de MORAT et DOYON. Le manuel de HÉDON (1901) a été écrit antérieurement à la plupart des recherches nouvelles, mais donne un excellent résumé des anciennes.

son inactivité ne prouve nullement qu'il ne contient point de trypsine. Si une faible addition d'entérokinase lui donne un pouvoir protéolytique bien évident, c'est que cette trypsine y existait déjà (DELEZENNE), mais à l'état inactif. Et dès lors, dans les sucs d'abord inactifs, mais modifiables par la kinase, le zymogène d'HEIDENHAIN (*trypsinogène*) n'existerait plus, il n'y aurait que de la « trypsine inactive » (DELEZENNE).

Existe-t-il davantage dans le grain de Cl. Bernard? C'est encore très probable, pourtant il importe de poser la question. Le grain mûr pourrait en effet être déjà formé de trypsine inactive. C'est peu vraisemblable, car le broyage dans l'acide acétique étendu, qui dissout les grains, devrait donner presque instantanément les extraits les plus actifs (après addition de kinase), ce qui n'est pas (LAGUESSE et DEBEYRE, 1905). Au contraire, il n'est pas absolument impossible qu'il ne contienne pas plus de trypsine ou de préferment que d'amylase.

En effet, rappelons que nous avons trouvé après excitation par l'acide (WERTHEIMER et LAGUESSE, 1901), c'est-à-dire par la sécrétine, la zone des grains intacte ou à peu près, tandis que la pilocarpine la faisait notablement diminuer. On peut dire aujourd'hui que l'absence de pouvoir protéolytique du premier suc prouve uniquement qu'il ne contient pas de trypsine active. Additionné de kinase, il devient actif, comme M. WERTHEIMER a pu s'en assurer depuis. Notre examen histologique reste en faveur de l'indépendance de l'amylase, qui proviendrait plutôt des canaux. Mais on s'explique difficilement, en partant des données d'HEIDENHAIN, comment le premier suc pouvait contenir une quantité notable de trypsine, puisque l'excrétion des grains de « zymogène (trypsinogène) » n'était guère plus marquée que sur la glande au repos, où il est rare qu'elle cesse complètement. Pour expliquer ce fait, il faut admettre : ou que la très petite quantité de grains rejetée a suffi à rendre le suc suffisamment riche en trypsine ; — ou que la trypsine est plus ou moins indépendante du grain. Si étrange que cette dernière supposition puisse paraître au premier abord, il faut se rappeler que, dans la parotide par exemple, l'excrétion de grains très analogues par leurs réactions à ceux du pancréas est évidemment en rapport avec le degré de viscosité et la teneur en albumine de la salive, mais ne semble pas l'être avec la teneur en ferment, en ptyaline. C'est du moins l'opinion actuelle de la plupart des physiologistes.

Ne pourrait-il dès lors en être de même dans le pancréas ? Le grain de sécrétion représenterait peut-être une substance albuminoïde

d'élaboration compliquée, dont la présence serait nécessaire pour constituer le milieu dans lequel doit agir ou évoluer le ferment : celui-ci pouvant être d'élaboration plus simple et même sortir de la cellule par osmose d'une façon indépendante. Tel excitant (sécrétine) qui provoquerait l'excrétion de l'un (ferment), pourrait peut-être ne point toucher à l'autre (grain), ou ne le chasser qu'à faible dose, tandis qu'un autre excitant plus brutal (pilocarpine) (1) pourrait activer considérablement le rejet de ce dernier. Toutes les données d'Heidenhain, de Kühne et Lea, sur les variations des grains au cours des périodes de la sécrétion resteraient intactes, mais le grain ne mériterait plus le nom de zymogène. Sans aller aussi loin, nous tendons à croire qu'il faut seulement modifier ou préciser l'acception actuelle du mot, et entendre par grain de zymogène, non pas à proprement parler un préstade de la trypsine (2), mais une substance albuminoïde spéciale, ne contenant encore ni ferment ni préferment, capable seulement de donner naissance à la longue (par une sorte de fermentation probablement), et par petites quantités longtemps renouvelables, à une trypsine très active sous un faible volume (3). Ainsi s'expliquerait l'activité longtemps croissante des extraits fluorés. On comprendra que nous ne puissions nous arrêter davantage sur ces hypothèses, mais il n'était peut-être pas superflu de les émettre. La seule conclusion que nous en voulions tirer actuellement, c'est qu'il faut reprendre les expériences d'histophysiologie en tenant compte des découvertes nouvelles.

Premiers résultats de Launoy.

C'est ce qu'a déjà commencé L. Launoy (1903-*b*, 1904-*a*, *b*, *c*), et il arrive, en ce qui concerne les grains, à des résultats assez semblables aux nôtres, et même beaucoup plus accentués. Ainsi, après des injections répétées de sécrétine, il recueille chez trois chiens des quantités considérables de suc (de 60 à 178 c.c.) très actif à l'égard des albuminoïdes ; or, les cellules sont encore plus ou moins remplies, souvent bourrées, de grains qu'il appelle toujours pourtant grains de prozymase (4). Après injection de pilocarpine (1904-*c*), il constate

(1) La pilocarpine produit une sorte d'intoxication de la cellule pancréatique ; et autant que possible il convient, croyons-nous, d'éviter son emploi pour l'étude des phénomènes de sécrétion : elle les exagère, mais tend à les rendre anormaux.

(2) C'est-à-dire une substance capable d'achever, par une faible modification, de se transformer en masse en trypsine.

(3) Plusieurs auteurs ont déjà employé le terme zymogène avec une définition assez large pour pouvoir rentrer dans ce cadre. Ainsi, par exemple, Ver Eecke dit simplement que le zymogène est « la substance mère qui pendant l'activité de la glande donne naissance aux ferments chimiques ».

(4) Une nouvelle difficulté s'ajoute pour bien juger de ces faits ; il est facile de constater que les excitants de toute nature activent, non seulement l'excrétion des grains anciens, mais, un peu plus tard, l'élaboration de nouveaux grains. Il suffit que la première ne soit pas très abondante pour qu'un certain équilibre puisse se maintenir pendant assez longtemps.

« une légère excrétion du contenu cellulaire déjà élaboré ». D'après lui, cette légère excrétion, accompagnée d'une diminution de hauteur des cellules, serait due à une faible action directe (mais probablement pourtant par l'intermédiaire du système nerveux) de la pilocarpine sur le pancréas. La majeure partie du suc recueilli proviendrait d'un processus beaucoup plus compliqué. La pilocarpine serait presque sans action sur le pancréas, que de fortes doses semblent même paralyser, mais agirait surtout sur l'estomac. Si on lie le pylore, il ne se produit sur le pancréas que la faible action directe dont nous venons de parler. Si le pylore est libre, le contenu stomacal acide passe dans l'intestin, et on recueille alors un flux abondant de suc pancréatique dû à l'action de la sécrétine mise en jeu par l'acide.

Launoy confirme en outre quelques idées de Delezenne. Ce dernier, cherchant pourquoi les sucs de pilocarpine ont une activité protéolytique propre, tandis que les sucs de sécrétine ou les sucs spontanés sont toujours inactifs, admettait que cette activité est apportée aux premiers par des leucocytes chargés de kinase. Et, de fait, il trouvait dans ces sucs seulement de nombreux leucocytes. Launoy confirme ces vues, et montre qu'il existe dans ce cas, dans les canaux petits et moyens surtout, une diapédèse intense de polynucléaires (et dans une plus faible mesure de mononucléaires) passant à travers la paroi pour tomber dans la lumière, où ils se dissolvent bientôt, laissant derrière eux des amas de granulations spéciales (1).

(1) C'est à tort que Launoy (1905-*d*) nous fait dire que les fines granulations du suc sont des grains de zymogène directement excrétés, puisque nous avons toujours admis la dissolution du grain au sortir de la cellule. Nous avons attribué le fin granulé des gros canaux à un précipité secondaire par le réactif.

CHAPITRE VII

L'ÉLÉMENT SÉCRÉTEUR EN ACTIVITÉ (*suite*)

Mécanisme de l'élaboration. — Phénomènes nucléaires; parasome; ergastoplasme. — Graisse.

Nous en avons fini avec le grain lui-même et avec les phénomènes d'excrétion, mais nous arrivons maintenant à toute une série de modifications cellulaires étudiées depuis moins longtemps, et qui paraissent en rapport avec le mécanisme même de la toute première élaboration de la sécrétion.

Rôle du noyau. — Le rôle du noyau dans la sécrétion n'est pas encore admis par tous les auteurs, mais il y a pourtant assez longtemps qu'on y a remarqué des changements. R. Heidenhain, Nüssbaum ont montré que, lorsque les « grains de zymogène » s'accumulent, le noyau peut être refoulé, comprimé par eux; il est alors quelquefois aplati, ou même anguleux (1).

Ce ne seraient guère là que des changements d'état passifs et sans grande importance ; en voici d'autres.

Nüssbaum (1882) insiste sur l'état mononucléolé de la cellule au repos, multinucléolé de la cellule épuisée. Le second marquerait dans la vie de l'élément un âge critique conduisant soit à la régénération, soit à la mort (2). Platner (1889) a vu dans la cellule rechargée au

(1) Dans les pièces bien fixées, nous retrouvons le noyau quelquefois comprimé, mais très rarement anguleux, déprimé par les grains, comme on le voit presque toujours dans la parotide.

(2) Curt Schmidt (1882), qu'on cite volontiers, n'a pas étudié le pancréas, mais la parotide et les glandes gastriques. Pour lui, le noyau prendrait une part importante à la sécrétion. Tendant à se colorer en masse au repos, il montrerait pendant la sécrétion un nucléole et des granulations bien nettes. Il importe, croyons-nous, de ne pas attribuer une importance exagérée à ces faits. Dans la parotide, ils sont évidemment dus, en majeure partie, à la compression passive manifeste du noyau par les grains dans la cellule chargée.

repos, chez les Amphibiens et particulièrement chez la Salamandre, un noyau arrondi, gonflé; dans la cellule petite et épuisée après sécrétion, un noyau irrégulier, bosselé, anguleux, tendant à se colorer en masse. Lors de la régénération des grains, l'affinité du noyau pour les colorants est moindre.

Changement de chromaticité.

Ceci nous amène aux véritables changements dans la chromaticité de la chromatine, c'est-à-dire aux variations dans la couleur que prend celle-ci aux différentes phases de l'activité cellulaire, quand on la met en présence de plusieurs réactif colorants. Wendt semble avoir signalé le premier, chez les végétaux, ces variations de chromaticité lors de la caryocinèse; puis on les observa dans les cellules animales (O. Hertwig, Kosinsky, 1888). Steinhaus les retrouve en 1888 dans les cellules caliciformes (1), puis en 1890 sur le pancréas de la Salamandre : par la double coloration safranine-hématoxyline, la chromatine au repos se teint en bleu violet, le nucléole en rouge; pendant la division, les chromosomes prennent une couleur rouge pourpre, le réseau chromatique en se reconstituant repasse lentement au bleu violet (2). Or, dans la cellule pancréatique épuisée après sécrétion, Steinhaus (1890) voit la coloration rouge de la chromatine reparaître, mais un peu diffuse. Le suc nucléaire tend à se colorer faiblement, comme si cette chromatine s'y dissolvait. Ce serait pour lui l'indice d'une profonde métamorphose (3).

Augmentation et diminution de la chromatine.

Depuis, la plupart des auteurs qui ont étudié les modifications cellulaires au cours de la sécrétion décrivent des changements dans le noyau de la cellule pancréatique. Ainsi Kurt Müller (1890) voit (au stade des *Nebenkerne* multiples) la chromatine augmenter. D'après Mouret (1895), le noyau pendant la sécrétion devient plus apparent, présente un ou plusieurs nucléoles. Pischinger, au contraire (1895), n'a pu constater de modifications bien nettes. W. Carlier (1896), chez le Hérisson, voit le noyau s'éclaircir, s'appauvrir en chromatine. Haagen (1897), chez le Triton, note assez souvent deux noyaux, dont un peu colorable. Giannelli (1898-*a*) a constaté la diminution de volume du noyau et du nucléole, la diminution de la chromatine. Ch. Garnier (1899) dit simplement qu'il a trouvé dans le pancréas les mêmes faits que dans les salivaires; ici, il signalait souvent deux noyaux, dont un parfois « safranophile » par la coloration safranine-gentiane, etc. (4).

(1) Nicolas (1891, *Journal international d'Anatomie*) en signale également au fond des glandes de Lieberkühn, dans les cellules à grains de Paneth.

(2) Flemming (1891) et Herrmann obtiennent les mêmes résultats sur divers éléments par la même coloration ou par safranine-violet de gentiane.

(3) Podwyssotski (1887, d'après Oppel) croit que pendant la sécrétion une grande partie de la chromatine est détruite.

(4) Voir plus loin, à propos de l'ergastoplasme.

MATHEWS (1899) ne trouve pas de changements dans la chromatine et les nucléoles, mais le noyau peut diminuer, devenir irrégulier. FICHERA (1903), chez le Chien, n'observe aucun changement dans le noyau et ne croit pas à sa participation directe, etc.

Chromatine différenciée.

LAUNOY enfin signale en 1903 (*a*), dans les cellules glandulaires en général, des variations de chromaticité importantes. Au cours du travail d'élaboration (glandes à venin, glandes gastriques et salivaires des Reptiles, hépato-pancréas des Crustacés), il y aurait modification de tout ou partie de la chromatine, souvent accompagnée de diminution. La *chromatine différenciée*, destinée à se dissoudre et à être excrétée par le noyau, a perdu cette propriété caractéristique de la chromatine normale « quiescente » qui consiste à prendre le vert de méthyle dans la double coloration fuchsine (ou safranine)-vert de méthyle. Par hématéine-fuchsine, d'hématéinophile, elle est devenue « safranophile ». Par la triple coloration de l'auteur, hématéine-magenta (ou safranine)-vert lumière, elle se colore de même en rouge. En d'autres termes, sa basophilie diminue considérablement. On pourrait pourtant encore la distinguer de la pyrénine du nucléole, en employant un colorant plasmatique franc tel que l'éosine ou l'orangé (triple coloration vert de méthyle-magenta (ou safranine)-éosine, ou encore hématéine-magenta (ou safranine)-orangé, ou éosine. La pyrénine, franchement acidophile, prend le colorant plasmatique (rose ou orangé), la chromatine différenciée se teint en rouge plus ou moins vif (1). Plus tard, dans le pancréas du Chien à l'état d'hyperactivité (injection de sécrétine ou de pilocarpine à faible dose), LAUNOY (1903-*a*, 1904-*b*) constate les mêmes phénomènes : les grains de chromatine sont nombreux, mais beaucoup d'entre eux sont devenus fuchsinophiles; ils doivent donc être considérés comme formés de « chromatine différenciée » ; les nucléoles sont toujours multiples, alors qu'au repos on en trouve de un à trois au plus. Il y a en outre « turgor nucléaire » et souvent « antéropulsion », plus ou moins marquée, du noyau.

Autres variations.

Nous avons nous-même signalé quelques changements nucléaires analogues à ceux relevés par les auteurs précédents. Chez l'alevin de Truite (1893-*c*, 1894-*a*), nous montrons après la cinèse, au moment où vont apparaître les premiers grains de sécrétion, la chromatine formant d'abord un réseau serré. Puis, à mesure que le jeune noyau grossit, s'arrondit, les travées s'écartent, deviennent ténues, peu colorables, la chromatine se réunit en grains anguleux. Quelques massettes

(1) Voir encore pour les détails LAUNOY : *Précis de technique histologique*, Paris. Joannin, 1904, p. 92-98.

plus grosses gagnent le centre, s'y agrègent en une seule masse irrégulière au milieu de laquelle apparaît peu à peu le gros nucléole arrondi unique, qui semble donc « naître de la nucléine par des transitions très ménagées ». Puis, souvent au moins, le nucléole s'allonge, devient « en bâtonnet », et subit une bipartition. Plus tard (1900-*d*), nous retrouvons des phénomènes analogues chez la Salamandre adulte, lors de la sécrétion. Ici, nous n'observons pas en général l'allongement et la bipartition du nucléole, mais nous assistons plus nettement encore, parce que l'objet est plus gros, à sa différenciation au milieu de la masse de chromatine centrale, qui finit souvent par ne plus lui constituer qu'une mince enveloppe, et, au début de la période d'élaboration, nous constatons qu'un deuxième, souvent un troisième et un quatrième nucléole se différencient de la même façon au sein d'autres massettes (1).

Le noyau joue un rôle dans la sécrétion.

De tous ces faits il semble déjà résulter, et c'est la conclusion de la plupart des auteurs, que le noyau n'est pas indifférent à l'acte sécrétoire (2), mais on est loin de s'entendre sur la nature de sa participation.

Direct ou indirect.

Quelques-uns, comme Mouret (1895), ne croient pas qu'il y participe directement, ou bien, comme Giannelli (1898-*a*) (c'est aussi le cas de Mouret), ne peuvent dire de quelle manière il y participe. D'autres admettent qu'il excrète par osmose, dans le cytoplasme, des substances dissoutes fabriquées ou remaniées par lui (Macallum; Kolossow, 1902; Launoy; Ch. Garnier, etc.); d'autres enfin lui font émettre des corpuscules figurés qui viennent, soit directement, soit indirectement, se mélanger à la sécrétion, ou aider au travail sécrétoire du cytoplasme.

Par fabrication directe des grains (Galeotti).

Parmi ces derniers, nous ferons d'abord une place à part à Galeotti (1895). Il est en effet (pour le pancréas) le seul, croyons-nous, qui ait cru voir l'élaboration directe du grain de sécrétion dans l'intérieur

(1) Nous observons encore assez fréquemment un nucléolule, partie centrale différenciée dans le nucléole, et plus nettement fuchsinophile par hématoxyline au ferfuchsine acide. Par cette méthode, en plusieurs points, la chromatine tend à passer au violet pourpre, semble donc perdre de sa basophilie.

(2) Ajoutons que ces faits sont loin d'être isolés, et que, dans les cellules sécrétantes les plus diverses, les phénomènes nucléaires ou même la participation évidente du noyau à la sécrétion sont de plus en plus signalés. Rappelons seulement : d'abord les travaux anciens de Nicolas sur les glandes mucipares du Péripate (1890, *Revue biol du nord de la France*, t. II), sur les cellules à grains de Paneth (*Journ. internat. d'Anatomie*, 1891) : ceux de Lukjanow, ceux de M. Heidenhain sur la glande cloacale des Tritons (1890), — et parmi les récents, ceux de Ch. Garnier sur les glandes salivaires (1899), de Bensley (1898) et de Cade (1901) sur les glandes gastriques, de Dubosq (1898), sur la glande à venin de la Scolopendre, de Mme Phisalix-Picot et de Vigier sur les glandes à venin des Urodèles (1900), de Henry sur l'épididyme (1900), de Regaud sur les tubes séminifères. On trouvera l'exposé et la bibliographie de la question dans les mémoires de Launoy (1903-*a*) et de Dumez (*La Cellule*, 1901, p. 537).

du noyau, fait non confirmé depuis (1). Dans le pancréas du *Spelerpes* gardé en captivité (six jours à un mois), GALEOTTI voit le cytoplasme privé ou à peu près privé de grains, mais en trouve un grand nombre de petits dans le noyau. Après six heures d'excitation modérée par l'électricité, il décrit dans beaucoup de noyaux une incisure, un repli en forme d'entonnoir, d'où sortiraient les petits grains de sécrétion nucléaires se dirigeant vers la zone apicale et s'accroissant au passage.

Par fabrication de *Nebenkerne*.

La plupart des autres auteurs (OGATA, PLATNER, MELISSINOS et NICOLAÏDÈS, VER EECKE, LAGUESSE, MATHEWS) font au contraire fabriquer par le noyau des corpuscules figurés différents des grains de sécrétion définitifs, corpuscules qu'on a désignés en bloc au début sous le nom de *noyaux accessoires (Nebenkerne)* et que nous allons étudier maintenant. Nous aurons à en distraire les formations connues sous le nom d'*ergastoplasme* (CH. GARNIER, etc.), et qui, pour la plupart des auteurs, semblent avoir une double origine (cytoplasmique et nucléaire) ou appartenir exclusivement au protoplasme. Ajoutons de suite que quelques-uns ne voient aucune connexion entre ces diverses formations et le noyau.

D'une façon générale d'ailleurs, ces questions sont encore à l'étude; les faits observés, les opinions émises sont tellement dissemblables qu'il y règne une grande confusion. Nous nous efforcerons de les exposer aussi clairement que possible, sans prétendre y réussir complètement.

Parasome ou corpuscule paranucléaire (Paranucleus, Nebenkern, noyau accessoire).

Découverte du *Nebenkern*.

Ce qu'on entend par parasome, Nebenkern, etc. — Historique. — Rappelons en quelques mots l'origine de ces termes. LA VALETTE SAINT-GEORGES (*Archives de Schultze*, 1867) a décrit avec soin pour la première fois, dans les cellules séminales des insectes, un corpuscule brillant, réfringent, de forme variable, situé au voisinage du noyau (*neben dem Kerne*). Ce corps fut décrit depuis sous le nom de *Nebenkern* dans les spermatides et les spermatocytes. Aujourd'hui, on le considère dans ces cellules, sous le nom d'*idiosome* (MEVES), comme une sorte de sphère attractive modifiée, et on réserve, avec

(1) Il ne faut pas oublier que GALEOTTI venait d'étudier particulièrement, dans le même travail, les glandes à venin de la peau du même animal, où il voyait des processus nucléaires du même genre, redécrits depuis chez d'autres Urodèles. Nous le retrouverons bientôt admettant en outre la participation du « Nebenkern ».

ERLANGER, le nom de *Nebenkern* (*mitosome* de PLATNER) au résidu fusorial, formant un corpuscule très net chez beaucoup d'Invertébrés, corpuscule souvent confondu d'abord avec le premier sous une appellation commune.

Plus tard, on considéra le *corps vitellin* de BALBIANI comme un *Nebenkern*, mais, dès le début, BALBIANI l'éloigna de celui des cellules glandulaires, l'homologuant seulement à celui des spermatides. Il en fit une sphère attractive en voie de dégénérescence hypertrophique (1).

Dans les glandes.

Enfin, dans les cellules glandulaires (2) de la Salamandre, les glandes œsophagiennes de la Grenouille, l'hépato-pancréas de l'Écrevisse, NÜSSBAUM (*Niederrheinische Gesellschaft für Natur-und Heilk.*, 1881, puis Congrès de Londres), découvrit un corpuscule réfringent, voisin du noyau, et qu'il rapprocha tout naturellement des formations précédentes. En 1882, il le décrivait sous le même nom de *Nebenkern* dans les *Archives* de SCHULTZE. Presque en même temps, GAULE trouvait d'abord (1880), au voisinage du noyau des hématies chez la Grenouille, un petit corps vermiforme, qui, après s'être agité vivement, finissait par s'échapper de la cellule (3). En 1881, il revoyait des corpuscules voisins du noyau dans les épithélium, les glandes, les cellules conjonctives, chez la Grenouille et le Triton. Il rapprochait toutes ces formations, tantôt sous le nom de *Cytozoon*, tantôt sous celui de *Nebenkern*, et tendait à en faire un organe constant de toute cellule, destiné à y jouer un rôle capital mais un peu singulier, y représentant une sorte de petit être qui assurait sa reproduction (Théorie du *Cytozoon*, 1881, *a* et *b*, 1885).

Confusion avec des parasites, etc.

Depuis lors, il n'est guère de corpuscule voisin du noyau, dans les cellules les plus différentes, qui n'ait été désigné sous le nom de *Nebenkern* ; et par conséquent les objets les plus divers, parasites, leucocytes émigrés, produits de caryolyse ou de plasmolyse, produits de sécrétion, ont pu être et ont été à un moment donné confondus sous ce nom, sans qu'il soit toujours facile de contrôler. D'où une grande confusion. Elle augmenta encore quand le terme passa en français et fut traduit par *noyau accessoire*. En effet, ce mot, bien moins vague que le terme allemand, qui signifie plutôt corpuscule

(1) Voyez LAGUESSE, 1895-*b*, p. 617, et, pour la bibliographie générale des parasomes HENNEGUY, 1896.

(2) CZERMAK (*Anat. Anzeiger*, 1888) a même décrit des corpuscules analogues dans la cellule cartilagineuse, déjà indiqués par FLEMMING ; RANVIER (d'après HENNEGUY, 1896) en a vu dans les cellules du nodule sésamoïde du tendon d'Achille de la Grenouille.

(3) JOLLY (*Association des Anatomistes*, 1903), retrouve des *paranuclei*, d'origine nucléaire, dans les hématies du Triton.

voisin du noyau que noyau secondaire, éveillait une idée trop précise, surtout au début de ces études, et généralement fausse. C'est pourquoi nous préférons le terme *paranucleus* (ou *corpuscule paranucléaire*, παρα, auprès) souvent utilisé comme synonyme par les auteurs allemands, et qui est, nous semble-t-il, la traduction plus exacte de *Nebenkern* (1).

Enfin, pour éviter toute confusion, HENNEGUY (1894, 1896) a proposé d'appeler simplement *corps accessoires* ou *parasomes* les éléments divers décrits sous le nom de *Nebenkerne*. Il les divise ensuite en : *pyrénosomes*, s'ils proviennent du noyau et sont formés de chromatine ; — *plasmosomes*, s'ils sont de nature protoplasmique ; — *pyrénoplasmosomes*, s'ils ont une origine mixte ; — *mitosomes* (ou résidus fusoriaux : PLATNER). Nous emploierons donc les termes *parasome* et *corpuscule paranucléaire*. Quand l'origine nucléaire nous paraîtra démontrée nous pourrons encore dire *pyrénosome ;* mais VIGIER (1901-*a*) a récemment voulu préciser autrement le sens de ce mot, en le réservant aux parasomes provenant du nucléole, c'est-à-dire de la pyrénine de SCHWARTZ ; nous le laisserons plutôt de côté pour éviter la confusion (2).

Confirmation de l'existence du *paranucleus* (*parasome*, *Nebenkern*) chez les Vertébrés inférieurs.

Les observations d'OGATA (1883, Grenouille, Salamandre, Triton) et surtout celles de PLATNER (1886, 1889), sur seize espèces d'Amphibiens, Chéloniens, Sauriens, Ophidiens, confirmèrent pleinement l'*existence d'un parasome* dans les cellules pancréatiques des Vertébrés inférieurs (3), tandis que NICOLAÏDÈS (1889) et son élève MELISSINOS (1890) prétendaient les retrouver chez le Chien. Mais LEWASCHEW (1886) cherchait en vain à confirmer le travail d'OGATA. STEINHAUS d'autre part (1890), après avoir décrit pourtant des sortes de gemmations du noyau dans l'épithélium intestinal (Salamandre, 1888), étudie le pancréas de la Salamandre, de la Grenouille et de l'Axolotl, et, selon la provenance des lots d'animaux examinés, il trouve, quel que soit le stade de la digestion étudié, les « prétendus » *Nebenkerne* parfois très abondants et multiples en chaque cellule, parfois complètement absents. Il en conclut à leur nature parasitaire.

(1) Il indique mieux aussi la dérivation, la parenté avec le noyau.

(2) Il conviendrait peut-être de remplacer le terme de VIGIER par celui de *pyrénosome*, de πυρηνιον, petit noyau, nucleolus. *Paranucléine* est un terme qui paraît mieux s'appliquer à la substance du nucléole, voisine et dérivée de la chromatine (nucléine) que le nom de pyrénine (πυρην, noyau) qui conviendrait mieux, en somme, à la chromatine, sa substance essentielle.

(3) PLATNER ajoute qu'il trouve quelquefois en outre des produits de chromatolyse ou de métamorphose régressive du noyau (*tingible Kœrper*), qu'il ne faut pas confondre avec le *Nebenkern*.

Ce seraient probablement des sporozoaires, comme la plupart des parasites intracellulaires connus. Il ne donne d'ailleurs aucun détail sur leur évolution, insiste seulement sur leur aspect vermiforme. Or, il venait de décrire peu avant (*Virchow's Archiv*, 1889) une Coccidie de même aspect, le *Caryophagus Salamandræ*, dans les noyaux mêmes de l'épithélium intestinal. MACALLUM (1891), dans le pancréas du *Diemyctylus*, trouve à côté du noyau trois groupes de corpuscules : les uns sont des parasites, les autres des produits de caryolyse et de cytolyse n'ayant rien à faire avec la sécrétion.

Pendant ce temps, divers auteurs, notamment MARTIN HEIDENHAIN (1890, *Archiv für mik. Anat.*, Bd 35), dans les glandes cloacales du Triton; NICOLAS (1871, *Journal internat. d'Anatomie*), dans les glandes de Lieberkühn (cellules de Paneth), signalaient l'intervention dans la sécrétion de corpuscules analogues, émanés du noyau. LUKJANOW (1887) avait décrit sous le nom de « formations nucléoïdes » les paranuclei de l'estomac de la Salamandre. Dans l'hépato-pancréas de l'Écrevisse, FRENZEL (1893, *Archiv für mik. Anat.*, Bd XLI) décrivait sous le nom de « germe du ferment » (FERMENTKEIM) un (ou plusieurs) corpuscule contenu dans une vacuole qu'il tendait à identifier à un centrosome, et dont il suivait l'évolution en un volumineux amas de matériel de sécrétion (SEKRETKLUMPEN).

HENNEGUY (1894 et 1896, cours de 1893-1894) retrouve et décrit le *Caryophagus Salamandræ* dans les cellules intestinales. Il confirme la nature parasitaire du « Cytozoon » des hématies, démontrée par DANILEWSKI (1886-1887), et montre que certainement beaucoup des corps décrits sous le nom de *Nebenkerne* doivent être considérés comme des parasites. Pourtant il retrouve, indépendamment de FRENZEL, ceux de l'hépato-pancréas de l'Écrevisse, qu'il considère comme de véritables « parasomes », et admet pour le pancréas une interprétation analogue, y voyant des corpuscules semblables à ceux décrits par EBERTH et KURT MÜLLER.

Dès 1890, en effet, le premier de ces auteurs venait s'inscrire vivement contre les assertions de STEINHAUS, en ce qui concerne le pancréas. EBERTH et K. MÜLLER (1892) ne croient guère aux *Nebenkerne* de NICOLAÏDÈS et de MELISSINOS chez les Mammifères, mais les retrouvent de façon certaine chez les Amphibiens et les Poissons : ce ne sont sûrement pas des parasites.

En 1893 (*c*) et 1894 (*a*), nous signalions les mêmes corps chez l'alevin de Truite, et notions l'époque de leur première apparition, en concluant à leur nature non parasitaire.

La même année. Ver Eecke (1893) admettait également l'existence d'un « noyau accessoire » (Grenouille).

Depuis cette époque, les auteurs, de plus en plus nombreux, qui s'occupent du pancréas rencontrent presque constamment, *chez les Vertébrés inférieurs*, un paranucleus appartenant bien en propre à la cellule : Mouret (1895), chez la Salamandre, la Grenouille; Galeotti (1895), chez le *Spelerpes;* Giannelli et Giacomini (1896), chez les Reptiles ; Haagen (1897), chez le Triton et la Salamandre ; Giannelli (1898), chez les Poissons, les Amphibiens ; Mathews (1899), chez les Amphibiens ; Laguesse (1899-*d*, 1900-*d*, 1902-*d*), chez les Amphibiens et chez les Ophidiens ; Tschassownikow (1901), chez les Vertébrés inférieurs en général ; Richter (1902), chez des Amphibiens très divers; Renaut (1903), chez les Ophidiens.

Pischinger pourtant (1895) fait des réserves : il n'en a trouvé que deux fois chez la Salamandre. Mathews signale de nouveau, mais à côté de ce qu'il décrit comme de véritables paranuclei, des « pseudo-Nebenkerne » qu'il considère comme des parasites ou des leucocytes inclus, Tschassownikow prend les uns pour artificiels, les autres pour de simples produits de dégénérescence du cytoplasme et du noyau. Von Ebner (1899) doute encore de leur existence dans la cellule vivante, et n'a pu en observer dans les éléments bien et régulièrement fixés. Il tend à les considérer comme des produits artificiels, sans nier que les formes les plus régulières puissent provenir du noyau par chromatolyse, comme l'admet Henneguy.

Il reste plus douteux chez les Mammifères.

Chez les Mammifères, les parasomes se montrent avec moins d'évidence, ou ils ont, tout au moins, une existence plus fugace, ce qui n'a pas peu contribué à mettre en garde contre eux. Seuls Nicolaïdès et Melissinos, Ver Eecke prétendirent d'abord les trouver chez le Chien, et ce sont précisément les auteurs dont les descriptions et les conclusions furent le moins admises, même par les partisans du Nebenkern. Plus tard, W. Carlier (1896) les signale chez le Hérisson, mais peu distincts du protoplasma, et n'insiste pas. Giannelli (1898) range simplement les Mammifères à la suite des classes de Vertébrés chez lesquels on peut les rencontrer. Mathews (1899), qui a étudié toutes les classes, ne les voit que chez les Amphibiens. Zimmermann (1898) les a cherchés en vain sur le pancréas humain ; nous ne les y avons pas vus nettement jusqu'ici. Mouret (1895) en attribue au Chien comme à la Grenouille, mais les considère comme des amas de filaments ergastoplasmiques enchevêtrés ; il a donc pu les confondre avec ces formations. Ellenberger (1887), Kantorowicz (1899), chez le Cheval, le

Mouton, ne les auraient rencontrés qu'assez exceptionnellement. Tschassowznikow (1901) semble au contraire les généraliser à tous les Vertébrés. Chez les Mammifères, en un mot, ils ont été peu souvent retrouvés, très peu étudiés : ils restent beaucoup plus douteux. Nous y reviendrons pour terminer. Mais, pour étudier leurs propriétés, adressons-nous surtout aux Vertébrés inférieurs, où leur existence nous semble hors de doute aujourd'hui, ayant été amplement vérifiée.

Sa forme ovoïde ou en croissant.

Forme, réactions, structure. — Les auteurs sont généralement d'accord sur les points suivants. Le parasome de la cellule pancréatique est un corpuscule de grosseur variable, mais généralement fort au-dessous de celle du noyau (il peut pourtant l'égaler ou le surpasser dans certains cas). Dans la règle il est unique, mais on peut en rencontrer dans certaines circonstances jusqu'à cinq et six. Sa forme (également variable) est le plus souvent semi-lunaire ; il coiffe alors en calotte l'extrémité basale du noyau et s'y applique étroitement, ou en paraît comme détaché, et logé dans le cytoplasme basal (Téléostéens, Reptiles, beaucoup d'Amphibiens). Chez d'autres (Salamandre particulièrement), ou à d'autres stades de son existence, sa forme est plutôt ovoïde ou ellipsoïde, quelquefois en segment d'ovoïde.

Nüssbaum (1882), qui l'a vu le premier, et qui a pu l'isoler dans le sérum iodé, l'humeur aqueuse, l'acide chromique, l'a tout d'abord décrit sous ces deux formes (Salamandre, Triton, Grenouille). Il le trouve aussi parfois chez la Salamandre spiralé ou annelé, ou même représenté par un peloton filamenteux (Salamandre, Triton) (1).

Son aspect : homogène, feuilleté, ou filamenteux.

Il paraît fréquemment complètement homogène, ou avec une ou deux granulations centrales, mais Ogata (1883), Platner (1886, 1889), Eberth et Müller surtout (1892), l'ont décrit comme un corpuscule parfois arrondi ou ovalaire, entouré de couches superficielles d'aspect lamelleux, comme le corps vitellin de Balbiani chez les Aranéides. Pour Eberth et Müller, ces couches concentriques paraissent elles-mêmes parfois formées, extérieusement au moins, par des filaments protoplasmiques ; quelquefois même il semblerait qu'il n'y eût, autour d'une sphère centrale, qu'un seul filament enroulé, pelotonné. Platner voit aussi à certains moments un aspect filamenteux ou pelotonné (Salamandre). Henneguy (1894, 1896, Salamandre) décrit aux uns la même constitution filamenteuse autour d'une vacuole centrale contenant un ou deux corpuscules colorables (plasmosomes) :

(1) Ce sont probablement des altérations dues au réactif, ou des stades de dissolution.

les autres sont homogènes (pyrénosomes). Pour MOURET (1895), ils sont essentiellement filamenteux, avec une grosse « granulation zymogène » centrale. Il en est de même pour MATHEWS (1899) ; c'est un « corps cytoplasmique filamenteux » que, sur le conseil du professeur WILSON, il propose d'appeler *mitosome pancréatique;* chez le *Diemyctylus*, il s'isolerait davantage de la charpente protoplasmique filamenteuse; chez la Grenouille, par le sublimé, il paraîtrait souvent « presque solide ».

Ses réactions.

En ce qui concerne les *principales réactions* du parasome, OGATA (1883) a montré qu'elles se rapprochent de celles du nucléole. Comme lui, dans la double coloration hématoxyline-éosine, après fixation au sublimé, il fait élection de l'éosine [mais il est rarement rebelle à l'hématoxyline employée seule] (1) ; la safranine le teint assez vivement.

VON EBNER (1899), chez la Grenouille, trouve un ou plusieurs « Nebenkerne » généralement éosinophiles (hémalun-éosine), arrondis ou en calotte, de structure souvent filamenteuse, souvent mal limités, quelquefois avec une cavité centrale. Pour lui, la diversité même de leur aspect serait en faveur de leur production artificielle.

Recherches personnelles.

Nous avons repris récemment (L., 1899-*d* et 1900-*d*) l'étude de ces corps chez la Salamandre, où ils sont particulièrement volumineux, et voici ce que nous trouvons. Le corpuscule paranucléaire est facilement isolable par la dissociation dans l'humeur aqueuse, le sérum iodé ambré, l'acide osmique, le bichromate d'ammoniaque... Examiné frais dans l'un des deux premiers liquides, il se montre comme un corpuscule solide bien limité, flottant librement, ovoïde ou segment d'ovoïde (2). C'est une masse assez réfringente, translucide, grisâtre, bien plus résistante à l'écrasement que le protoplasme, à peu près complètement homogène. Souvent pourtant on y peut déjà constater l'existence de strates caractéristiques plus ou moins épaisses, incomplètes, de réfringence différente, qui rapprochent vaguement son aspect de celui d'un grain d'amidon. Vers le centre, souvent mais non toujours, un corpuscule plus réfringent.

Masse réfringente formée de strates concentriques.

Par l'acide osmique ces strates se marquent mieux, et aussi le corpuscule central, qui brunit fortement. Par le séjour prolongé (2-4 jours) dans le sérum iodé ambré, ou par les fixations incomplètes, elles s'accentuent encore et tendent, parfois au moins, à se disloquer superfi-

(1) Il prend alors (L.) une teinte violet rouge particulière.

(2) Vestige de la forme en calotte peu profonde, qu'il revêt assez souvent aussi chez la Salamandre, aux premiers stades de sa formation.

ciellement. On voit alors que le corpuscule est constitué de couches et d'écailles lamelleuses concentriques, à la façon d'un bulbe végétal.

Il varie peu sous l'influence des alcalins (chlorure de sodium à 20 p. 100 par exemple), qui gonflent et pâlissent considérablement la chromatine voisine, en respectant le nucléole. L'addition d'acide acétique glacial, qui fait diffluer le cytoplasme en un magma finement granuleux, le fait pâlir et gonfler jusqu'à doubler de diamètre, puis le transforme brusquement en une sorte de vésicule où apparaît un précipité de très petits grains agités de vifs mouvements browniens. Il est particulièrement sensible (surtout à certains stades) à l'action de l'eau, qui le fait gonfler soudain démesurément, et souvent comme éclater, en un amas mûriforme de vacuoles claires d'aspect sarcodique.

Réactions intermédiaires à celles du cytoplasme et à celles du noyau.

Dans les coupes, l'acide osmique le révèle comme une tache brunâtre un peu plus sombre et plus réfringente que le fond. Par les réactifs colorants il prend une teinte *sui generis* plus ou moins rapprochée de celle du protoplasme, mais plus foncée, et se révèle moins franchement acidophile que lui, et surtout que le nucléole, avec lequel Ogata a eu évidemment tort de l'identifier absolument. Ainsi, par l'hématoxyline au fer et orangé (après liquide de Zenker), il se colore en bleu violet foncé, tandis que le protoplasme est bleu pâle, la chromatine brun noir, le nucléole jaune orangé clair. Seul, le corpuscule central du parasome se colore comme ce dernier. Par la triple coloration safranine-gentiane-orange (après les mélanges osmiés), il est rouge sale, assez foncé, parfois avec des strates orangées. Par la safranine-vert lumière (Benda), souvent même alternance de strates vertes et rouges. Par la thionine suivie de méthyléosine, on peut arriver à l'obtenir presque seul coloré en bleu vif. D'une façon générale, il tranche assez vivement sur le protoplasme, par la safranine notamment : mais à certains stades, il devient plus flou et se colore de moins en moins.

Tendance à la dissociation.

Certains fixateurs, le liquide de Zenker notamment, vers le centre des fragments, exagèrent la structure écailleuse et tendent à dissocier les lamelles ; c'est seulement alors qu'on voit nettement des images analogues à celles qui ont été données par Eberth et Müller. Mais il nous a semblé qu'il s'agissait toujours plutôt de véritables lamelles zébrées de stries parallèles serrées que de filaments. Il ne serait pas impossible pourtant qu'à un certain stade terminal au moins, les stries s'accentuent de la périphérie au centre, pour créer une structure filamenteuse. Ce point réservé, le paranucleus nous apparaît donc comme un corpuscule assez nettement délimité et de réactions

spéciales (1), formé de strates concentriques avec généralement une portion centrale plus homogène, et, tout au centre, une ou deux grosses granulations franchement acidophiles.

Gros parasomes des Ophidiens.

Plus tard, chez les Ophidiens (Naja, Couleuvre, 1900-*d*), nous le retrouvons avec la même netteté. Ici, il est généralement en forme de croissant, ou plutôt de calotte coiffant le pôle basal du noyau (comme chez la Truite). Mais les bords de la calotte sont souvent épaissis, arrondis ; le centre est généralement épais, quelquefois au contraire aminci (en certaines cellules du Naja) ; facilement on passe de ces formes au segment d'ovoïde excavé du côté adhérent au noyau, ou même à l'ovoïde, quand il se détache de celui-ci. Dans certains cas, sur lesquels nous reviendrons, les parasomes étaient énormes, plus volumineux que le noyau, qu'ils abritaient dans une cavité cupuliforme largement ouverte. On pouvait alors les obtenir facilement dans les dissociations (sérum, acide osmique) et on constatait qu'un bon nombre se décomposaient en feuillets ou lamelles, qui tendaient à s'écarter les unes des autres sous l'action du dissociant. Ces feuillets étaient ici empilés l'un sur l'autre concentriquement au noyau, formant une série de petites calottes emboîtées (*fig. 20*). Dans les coupes, les paranuclei semblent presque homogènes, légèrement stratifiés, se colorent vivement par la safranine et l'hématoxyline au fer, rouge pourpre par safranine-gentiane-orange. Le noyau étant relativement petit et pauvre en chromatine, avec une membrane mince, le paranucleus se voit souvent mieux que le noyau.

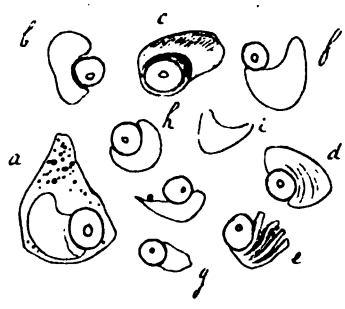


Fig. 20. — Corpuscules paranucléaires de la Couleuvre, observés sur un animal à jeun depuis quarante et un jours au moins. Dissociation dans l'acide osmique à 2 p. 100.

a, Cellule peu riche en grains, montrant un énorme corpuscule en bosse de polichinelle coiffant le noyau : tous les autres paranuclei étaient ou isolés, ou adhérents seulement au noyau, auquel ils s'appliquaient par une surface concave : l'un d'eux, *c*, en bosse de polichinelle, logeait ce noyau dans une profonde excavation ; d'autres, *d*, montrent des stries, ou même, *e*, sont a demi dissociés en feuillets ou strates concentriques au noyau. — (Zeiss, obj. ap. 2 mm, ouv., 1.40, oc. 6, camera.)

(1) Nous avions désigné provisoirement sa substance (1900-*d*) sous le nom de *métanucléine*, simplement pour indiquer à la fois qu'elle dérive de la chromatine nucléaire, et qu'elle est distincte par ses réactions de cette chromatine (nucléine) et du cytoplasme.

pour lequel on est d'abord tenté de le prendre (Naja). Après fixation par le liquide de Flemming, il reste réfringent et à contours nets, tranchant vivement sur le protoplasma devenu clair, vacuolisé et granuleux (Couleuvre).

Opinions très diverses sur l'origine du paranucleus.

Origine. — Si les auteurs sont loin d'être d'accord sur l'existence et la structure du *parasome*, ce désaccord apparaît bien autrement quand il s'agit de son origine et de sa destinée, et ici on peut encore répéter avec Giannelli : *quot capita tot census.*

Nüssbaum.

Nüssbaum ne se prononce pas. Gaule, dans sa théorie du *Cytozoon*, fait provenir ce dernier du noyau (1881).

Ogata : Origine nucléaire.

Masanori Ogata (1883), élève de Gaule, émit le premier une conception hardie. Partant de l'identité, par lui admise, du nucléole et du paranucleus, il croit voir le premier sortir du noyau à travers la membrane nucléaire pour venir constituer le second : c'est tout simplement un « plasmosome » émigré. Cette sortie en bloc et quelque peu brutale du nucléole parut d'abord d'autant plus étrange qu'Ogata faisait jouer ensuite à ce « plasmosome » un rôle très compliqué. Elle fut vivement combattue, d'abord par Platner (1886-1889) (1), et depuis par de nombreux auteurs. Dans les cas où l'on voit, comme le figure Ogata, un nucléole qui paraît rompre pour s'échapper la membrane nucléaire, c'est, dit Platner, qu'il a été entraîné par le rasoir ; nous avons pu vérifier (1894-*a*) que cet entraînement se produit en effet parfois ; on voit en ce cas le réseau déchiré et souvent le nucléole sur un plan plus superficiel. Tschassownikow (1901) considère aussi l'émigration comme artificielle. Pourtant, dès 1889-1890, Nicolaïdès (élève de Gaule) et Melissinos, opérant sur le Chien, acceptaient les conclusions d'Ogata. En 1893, Ver Eecke faisait de même, chez le Chien et la Grenouille (et donnait de nouvelles figures). Galeotti (1895) s'y rangeait également, mais sans pouvoir apporter d'observations à l'appui. Haagen (1897) décrit de nouveau chez le *Triton cristatus* la sortie du nucléole, qui repousserait d'abord la membrane, puis la perforerait et tomberait dans le protoplasme. Nombre de noyaux seraient de ce fait dépourvus de nucléoles. Il ne donne d'ailleurs que quelques figures schématiques (2).

(1) Lewaschew, le premier, dit n'avoir rien pu constater de semblable.

(2) Les figures d'Ogata, de Ver Eecke donnent souvent l'impression d'un entraînement avec dechirure de la membrane. Ver Eecke fait pourtant observer, contre l'interprétation de Platner, que si le phénomène était [uniquement] imputable à un entraînement par le rasoir, on le trouverait également à tous les stades, tandis qu'il est rare au stade de repos. Il admet sans hésiter que le plasmosome, « soulève », puis « perfore » la membrane nucléaire.

Dès 1886, PLATNER, tout en combattant OGATA, admettait aussi une origine nucléaire du parasome, mais par un mécanisme un peu plus compliqué. Dans le pancréas de l'Orvet (*Anguis fragilis*), il voit le nucléole venir s'accoler à la membrane nucléaire, s'allonger, se diviser en deux fragments, dont un périphérique généralement plus petit. Il se forme alors dans le noyau une cloison rectiligne homogène le divisant en deux parties inégales, dont l'une contient le nouveau petit nucléole, s'aplatit en calotte, et devient le *Nebenkern*. Outre le nucléole, on y voit souvent deux grains brillants. Plus tard, tout le corpuscule devient homogène et se détache du noyau. Chez la Grenouille (*Rana esculenta*), PLATNER constate des faits analogues mais moins nets.

PLATNER : Processus plus complexe, division inégale du noyau.

En 1889, il voit chez la Salamandre que le noyau de la cellule épuisée, après sécrétion, est rétracté, irrégulièrement bosselé ; la chromatine paraît dissoute en partie dans le suc nucléaire qui se colore. A ce moment, la plupart des bosselures disparaissent, l'une d'elles s'accentue au contraire, la chromatine dissoute semble venir toute s'y accumuler, car elle se colore de plus en plus, tandis que le reste du suc se décolore. Les filaments de la charpente nucléaire semblent entraînés en partie dans l'excroissance. Celle-ci finit par former une sorte de gros bourgeon qui s'étrangle à sa base, puis se sépare du noyau, en tendant à devenir homogène et à perdre son affinité pour les colorants. Des figures assez nettes accompagnent cette description.

En 1893 (*c*) et 1894 (*a*). nous avons eu l'occasion de retrouver chez l'alevin de Truite (*Trutta fario*) des phénomènes analogues à ceux décrits par PLATNER chez l'Orvet : allongement du nucléole en bâtonnet et sa bipartition en deux moitiés (ici sensiblement égales) ; léger étranglement en bissac du noyau, complété, semble-t-il, par l'apparition d'une cloison, qui détache de l'ellipsoïde nucléaire une calotte basale plus sombre contenant une de ces moitiés : celle-ci devient un parasome en croissant, ou plutôt en cupule. Mais ici l'objet est très petit, difficile à observer, et nous devions nous montrer assez réservé. Plus tard (1899-*d* et 1900-*d*) nous reprenions la Salamandre, où le noyau est beaucoup plus gros, et nous pouvions vérifier, en y ajoutant quelques détails, la description de PLATNER. Dans les cas les plus typiques (1), le noyau est divisé par un étranglement superficiel en deux portions généralement inégales. La plus petite se ride, se mamelonne,

LAGUESSE : observations analogues.

(1) Fixation à l'acide osmique, au liquide de Zenker, au mélange chromo-acéto-osmique fort (nos liquides D et J).

se rétracte, se régularise alors de nouveau pour constituer la masse ovoïde, solide, presque homogène, que nous avons décrite plus haut, déprimant encore le noyau, bientôt séparée de lui (*fig. 21*). Nous insistons sur ce fait que dans sa constitution entrent tous les éléments du noyau, et qu'un (ou deux) des nucléoles multiples de nouvelle formation différenciés au milieu d'une massette de chromatine, s'y trouve inclus et semble en constituer la portion centrale. Mais le suc nucléaire du bourgeon, coloré par la chromatine dissoute, réunit le tout en une masse qui devient de plus en plus sombre et tend à s'homogénéiser (métachromatine). Le grain acidophile central, quand il existe, paraît pourtant être le reste du nucléole, ou un nucléolule (assez fréquent chez la Salamandre). Dans certains cas on voit apparaître un rudiment de cloison, ou plutôt une sorte de solidification en masse du bourgeon, qui se délimite ainsi par un plan net. Il semble donc qu'il y ait des variations chez les diverses espèces, mais un plan commun (1) dans lequel le nucléole joue un rôle essentiel.

Variations du processus.

Ajoutons que, chez la Salamandre même, nous n'avons décrit ce processus que comme le plus typique; mais il semble y en avoir d'autres. Nous avons signalé (1900-*d*) que des amas feuilletés de lamelles analogues à celles du parasome semblent pouvoir aussi émaner directement de la périphérie du noyau. Nous avons même vu de très petits parasomes en voie de formation, qui semblaient presque réduits au nucléole et logés dans une sorte de dédoublement de la membrane, ou même dans une cupule ouverte en dehors. On peut les considérer comme de petits bourgeons, mais certains d'entre eux pourraient l'être aussi comme de simples nucléoles, en voie d'émigration et de transformation (2). Bien qu'une partie des observations d'Ogata semble se rapporter à des faits d'entraînement; bien que la sortie du nucléole telle qu'il l'a décrite semble un peu brutale : l'émigration directe paraît moins invraisemblable depuis que des faits du même genre ont été décrits avec soin dans d'autres glandes, notamment dans l'hépato-pancréas de l'Écrevisse, par Vigier (1901-*a* et *b*). Cet auteur montre en effet des nucléoles multiples en voie de différenciation dans les massettes de chromatine, et qui se dirigent vers la périphérie. Avant d'atteindre la membrane nucléaire, ils se mettent en rapport

Rôle du nucléole.

(1) Il n'est pas impossible que les strates concentriques du paranucleus proviennent de protoplasme densifié, modifié au contact d'une partie centrale qui serait d'origine nucléaire et destinée à se dissoudre peu à peu pour se mélanger à ces couches. Pourtant nous croyons plus volontiers à une origine nucléaire totale.

(2) Ce ne serait là en outre qu'un processus moins fréquent que le bourgeonnement (L. discussion à la suite de la communication de Vigier, 1901-*b*).

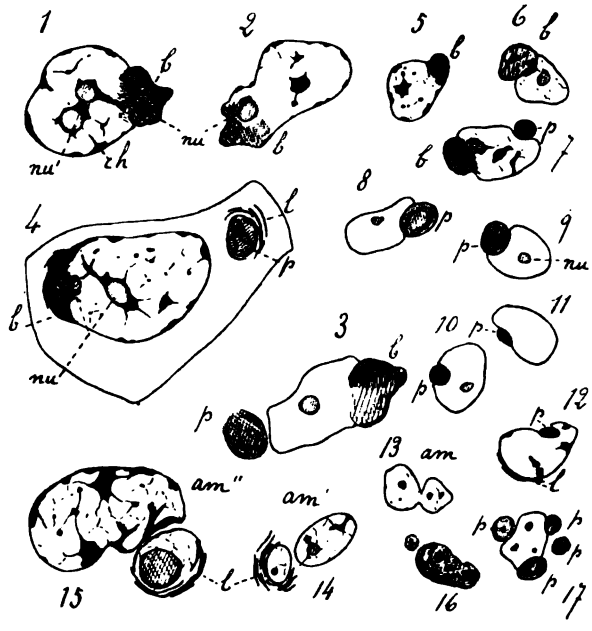


Fig. 21. — *Origine du paranucleus chez la Salamandre.* — Série de noyaux montrant diverses phases et modes de division inégale aboutissant à la formation du paranucleus.

ch., Chromatine (massettes, croûtelles périphériques); — *nu*, nucléoles; — *b*, petite portion du noyau en train de devenir bourgeon paranucléaire et de se séparer par étranglement; — *p*, paranucleus achevé ou presque achevé; — *l*, lamelles se détachant directement du noyau (en 12), ou du paranucleus (en 4), ou du bourgeon (en 3, 4, 6). — 1, 2, 3, 5, 6, 7 représentent le processus sous son aspect le plus typique (bourgeon net), et 8, 9 en montrent la dernière phase, le parasome achevé en voie de se détacher; — en 4, cellule complète, vue par sa base, et montrant d'une part le paranucleus complètement détaché et s'exfoliant, de l'autre, en *b*, une région du noyau subissant la transformation, mais moins nettement détachée en bourgeon que précédemment; — 10, 11, 12 montrent des formes un peu différentes se rapprochant du phénomène de simple migration du nucléole; mais ici les corpuscules en voie d'expulsion sont plus gros en général que le nucléole, possèdent déjà les réactions des paranuclei, ne doivent donc pas être réduits au nucléole absolument nu : ce sont plutôt de petits bourgeons paranucléaires d'allure un peu spéciale, et où le nucléole prédomine; — en 16, paranucleus complexe; — en 17, paranuclei multiples, naissant tout autour d'un noyau. — 13, 14, 15, trois formes de transition entre l'amitose nucléaire égale et le bourgeonnement paranucléaire typique; — en 13, amitose régulière et presque égale en voie d'achevement *am*; — en 14, amitose plus inégale, *am'*; la plus petite des vésicules filles possède encore les caractères nucléaires, un réseau de linine, un suc clair, un nucléole. Mais elle a peu ou point de chromatine, et à sa surface se forment et s'exfolient de nombreuses lamelles comme autour d'un paranucleus, dont elle joue déjà le rôle; — en 15, *am''*, ces phénomènes sont encore plus marqués, la plus petite vésicule fille est de diamètre encore plus réduit, son nucléole énorme et plus coloré tend à prendre la teinte des paranuclei; — un pas de plus et nous retombons dans les cas 1, 2, 3. — (Zeiss, apoch. imm. hom. 2 mm, ap. 1 40, camera; — oc. 12 pour les gros noyaux de droite 1, 2, 3, 4, 15; — oc. 6 pour les autres. — Animal à jeûn depuis neuf jours, précédés de dix jours de gavage. — Fixation au liquide de Zenker (sauf 2, provenant d'un fragment au liq. J) — Hématoxyline au fer, — orangé (ou fuchsine acide).

avec elle par un prolongement qui leur donne l'aspect en massue, ou claviforme (1). Au point de contact du col avec la membrane « celle-ci se déprime légèrement, ou même s'invagine de telle sorte que le noyau paraît ombiliqué ; le nucléole s'applique à la face interne de la membrane ; il redevient alors sphérique ou hémisphérique. Puis il émigre dans le cytoplasme, non en repoussant la périphérie du noyau en une sorte de bourgeon qui se détachera par étranglement, mais bien plutôt par le fait d'une réflexion de la membrane derrière lui ». C'est, à ce moment, « une perle réfringente sertie dans une cupule de la membrane », qu'il quitte bientôt pour constituer cette variété de parasome que Vigier appelle « pyrénosome », voulant signifier par là qu'il est formé par la substance du nucléole (V. page 89).

Nous concluerons de tout ceci que l'origine nucléaire ne peut faire de doute pour nous, que, dans le cas le plus typique, elle n'est que la conséquence d'une division inégale du noyau par bourgeonnement, cloisonnement, ou combinaison des deux modes, et que, par conséquent, le parasome dans le pancréas doit généralement son origine à l'ensemble des diverses substances nucléaires. Mais il est évident que le nucléole joue dans tout ceci un rôle essentiel, et, par suite, il n'y aurait pas lieu de s'étonner qu'il pût, dans certains cas, entrer seul en jeu. Le mécanisme de formation du parasome se présente souvent dans la même cellule sous des modalités différentes, et certaines des images que nous avons observées se rapprochent assez de celles de Vigier (2) pour que nous ne puissions nier, dans certains cas, la possibilité d'une sortie directe du nucléole. Quoi qu'il en soit, l'étude de tous ces détails est encore loin d'être achevée et nous devons nous garder de toute généralisation hâtive (3).

W. Carlier (1896) admet tacitement la description de Platner et la nôtre (Truite), sans faits à l'appui. Giannelli (1898) n'a vu des images d'émigration du plasmosome et de partie de la substance chromatique qu'après certaines fixations (sublimé) ; il est porté à y voir un produit artificiel. Launoy (1903-*a*) a constaté la sortie plus ou moins directe du nucléole dans certains éléments ; mais dans le pancréas (1903-*b*, Chien), il n'y a pas, dit-il, d'émission de « pyrénosome ».

(1) Nous avons aussi noté cet aspect dans la cellule pancréatique de la Salamandre, sous le nom de nucléole en ballon (notes inédites de 1900).

(2) Et d'autres auteurs, dans des glandes moins apparentées au pancréas, par exemple Duboscq (1898, *Archives de Zool. expér.*) dans la glande à venin de la Scolopendre.

(3) Ce que nous avons publié nous-même sur ce point n'était qu'une note préliminaire.

Nous devons maintenant revenir sur nos pas; car nous avons laissé en arrière toute une série d'auteurs, qui sont loin de partager les vues précédentes sur l'origine nucléaire du parasome.

Opinions différentes : Origine cytoplasmique du paranucleus.

C'est d'abord Kurt Müller (1890), qui le fait se développer aux dépens de la zone filamenteuse basale du cytoplasme, dont il représenterait une modification temporaire. Un peu plus tard, son maître Eberth (1892) reprend la question avec lui. A ce moment, les deux auteurs considèrent encore comme « très invraisemblable » la provenance nucléaire. Ils étudient le pancréas de la Salamandre (et accessoirement de la Grenouille et du Brochet). Ils trouvent deux groupes de paranuclei..., les uns sont formés par des filaments protoplasmiques brillants, épaissis, modifiés, qui se fusionnent, se pelotonnant de façon à donner naissance à des corps homogènes ovoïdes ou en croissant. Les autres sont arrondis, mats, d'aspect colloïde; ils peuvent provenir aussi des filaments du réseau, ou peut être du suc cellulaire. Les filaments les entourent, et semblent venir se fusionner autour d'eux en couches concentriques..., de plus en plus homogènes à mesure qu'on approche du centre, fibrillaires à la périphérie. Nous voici donc en présence d'une théorie tout à fait opposée à la première (1).

Origines diverses et mixtes.

Henneguy (1894) se montre moins exclusif (Salamandre). « Les *Nebenkerne* des cellules pancréatiques, dit-il, ont deux origines différentes. Les uns sont formés de chromatine, et proviennent du noyau, généralement altéré, en voie de chromatolyse : on peut les appeler pyrénosomes. Les autres sont de nature protoplasmique, et résultent de la condensation de filaments protoplasmiques autour d'une vacuole ou d'un produit de sécrétion solide. » Il les appelle plasmosomes. Ceux-ci sont les plus répandus. En 1896 (cours de 1893-1894) Henneguy figure et décrit plus en détail les *Nebenkerne* pancréatiques, les considère comme semblables à ceux décrits par Eberth et K. Müller, et se prononce avec eux pour l'origine protoplasmique. Les fibrilles sont de même nature que celles qui sont distribuées irrégulièrement dans le reste du protoplasme, peut-être un peu plus développées et un peu plus colorables. La vésicule centrale peut disparaître, les fibrilles se rapprocher et se souder en un corps plus ou moins homogène. Il les retrouve analogues dans l'hépato-pancréas de l'Écrevisse. Mais ici le corpuscule central [auquel correspond seul le pyrénosome de Vigier], flotte généralement dans une vacuole autour de laquelle les

(1) Pourtant les auteurs admettent que la différenciation inverse de corps d'abord homogènes donnerait des images analogues à celles qu'ils reproduisent.

fibrilles protoplasmiques ont seulement tendance à se disposer en couches concentriques [tendance également revue par VIGIER].

MOURET (1895) ne voit dans les *paranuclei* qu'un amas artificiel de filaments « prézymogènes », enchevêtrés peut-être par l'action des réactifs qui les tassent, ou plutôt par un tassement analogue mais normal des granulations qui en occupaient les mailles. Nous verrons plus loin (ergastoplasme) Ch. GARNIER (1897, 1899) soutenir une opinion analogue.

MATHEWS (1899), qui insiste surtout sur la structure filamenteuse du cytoplasme, voit de même, dans les larges cellules des Amphibiens, les filaments contournés, ou même enroulés en spirale sur eux-mêmes. « Ces torsions ou enroulements en spirale forment les prétendus *Nebenkerne* du pancréas. »

Toutes ces observations sont intéressantes, mais nous verrons plus loin, à propos d'ergastoplasme, qu'on peut les interpréter d'une façon différente, comme le pressentaient déjà EBERTH et K. MÜLLER.

Rôle et destinée. — C'est ici que les hypothèses ont le plus large champ, mais, si variées soient-elles, nous allons voir que dès le début un courant s'est établi, de plus en plus justifié, en faveur du rôle des paranuclei dans la sécrétion.

Les variations du parasome en rapport avec les phases de la digestion (NÜSSBAUM).

Dès l'origine, en effet, NÜSSBAUM (1882) établit chez la Salamandre que les variations des parasomes sont en rapport avec les diverses phases de la digestion. Chez les animaux à jeûn ils peuvent être rares, mais ils sont surtout difficiles à trouver dans les premières heures de la digestion. Au contraire, du 4ᵉ au 5ᵉ jour après le repas (1), on en aperçoit facilement dans toutes ou presque toutes les cellules.

OGATA : Fragmentation du parasome en grains.

OGATA (1883) va plus loin. Sur les animaux nourris ou pilocarpinisés, il confirme les variations avec les phases de la digestion, et croit pouvoir affirmer que son « plasmosome » émigré est destiné à régénérer le matériel de sécrétion en se fragmentant directement en grains de Cl. Bernard (2). Il se fonde surtout sur ce fait que nucléole paranucleus et grains ont les mêmes réactions colorées, sont éosinophiles (par hématoxyline-éosine). Nous savons aujourd'hui qu'on trouve

(1) La digestion est très lente chez cet animal; l'estomac reste plein deux ou trois jours.

(2) MARTIN HEIDENHAIN (1890, *Archiv. für mik. Anat*) soutient une opinion analogue dans sa très intéressante *Étude sur les paranuclei des glandes cloacales du Triton.* NICOLAS voit simplement dans ses « boules » ou « enclaves » des cellules à grains de Paneth, des produits de sécrétion d'origine probablement double, protoplasmique et nucléaire, semblables aux grains des cellules voisines, mais qui généralement ne coexistent pas avec eux dans le même élément.

facilement des différences entre ces corps. Le grain de sécrétion, par exemple, est tout autrement acidophile, et présente une bien plus grande sensibilité pour l'acide acétique ; le paranucleus se colore très volontiers par l'hématoxyline employée seule, se fixe bien plus facilement, etc. La fragmentation directe que croit avoir vu Ogata est bien peu admissible. Mais, d'après l'auteur japonais, le rôle du parasome serait plus important encore. Il pourrait, au lieu de se détruire, croître et se transformer en un noyau jeune, et même en une cellule tout entière, qui prendrait la place de la première entrée en dégénérescence. Ce serait là une sorte de rajeunissement ou de rénovation cellulaire (*Zellerneuerung*), que von Brünn (1895) trouve déjà fort étrange.

Deuxième rôle : rénovation cellulaire.

Disons de suite qu'on a peu suivi Ogata dans cette dernière voie. Ver Eecke seul d'abord (1893) admet (Grenouille, Chien) qu'à chaque nouvel acte sécrétoire le noyau entre en régression, et qu'un nouveau se forme aux dépens du paranucleus. Mais les images variées qu'il reproduit, et dont beaucoup sont dues sans doute à une véritable intoxication par la pilocarpine, sont loin d'être plus probantes que celles d'Ogata. Beaucoup peuvent être interprétées dans un sens différent. Comme le reconnaît Ver Eecke lui-même, certains des « éléments extra-nucléaires semblent être des leucocytes immigrés, d'autres de simples enclaves albumineuses [il y a aussi, semble-t-il, des images de caryolyse, etc.].

Ce deuxième rôle généralement rejeté.

Plus tard, Haagen (1897) accorde seulement que peut-être le paranucleus participe à la reconstitution de la cellule mourante; car de nombreuses figures de caryolyse montreraient que les cellules meurent.

Au contraire, la plupart des auteurs font le silence sur le second rôle attribué par Ogata au parasome ; d'autres s'inscrivent plus ou moins délibérément contre lui. Ainsi d'abord Platner (1886-89)..., pour lui la preuve manque de toutes ces transformations ; une partie des images, d'ailleurs assez rares, décrites par Ogata, doit être rapportée à des faits de caryolyse, ou à des leucocytes immigrés. Nicolaïdès et Melissinos (1890), qui, sur tous les autres points, adhèrent aux idées d'Ogata, refusent de le suivre ici. Ils rejettent la possibilité de transformation en noyau puis en une cellule nouvelle. Eberth et K. Müller (1892), Giannelli (1898-*a*) s'élèvent également contre cette théorie. W. Carlier (1896) n'a rien vu de tel. Nous sommes dans le même cas. C'est donc là, semble-t-il, une idée à abandonner.

Le rôle dans l'élaboration assez généralement admis.

Il reste, d'ailleurs, à l'auteur japonais le mérite d'avoir le premier nettement proclamé le rôle du paranucleus dans l'élaboration de la sécrétion. Sur ce point, on l'a assez généralement suivi en principe, mais non dans les détails. Ogata, comme nous l'avons vu, admet la fragmentation directe du parasome pour former les grains de sécrétion. Le processus est en réalité beaucoup plus compliqué. Nicolaïdès et Melissinos admettent encore une participation analogue du parasome à l'acte sécrétoire : « vraisemblablement il se fragmente en grains ». Ver Eecke ne doute pas non plus que les grains ne se forment aux dépens des « éléments extra-nucléaires », ou que tout au moins ceux-ci ne « concourent à sa formation ». Et il figure en effet certains d'entre eux en partie remplis de granulations assez grosses (1). Haagen (1897) dans sa thèse, considère encore le paranucleus comme un simple « conglomérat de grains de trypsine », qui se dissocie bientôt et représente la « matrice » de tous les grains de sécrétion.

Mais ici, il ne s'agit pas d'une simple fragmentation. Apport de matériaux nucléaires au cytoplasme.

Mais la plupart des auteurs qui admettent sa participation comprennent autrement son rôle, et croient le voir simplement se dissoudre ou se dissocier dans le cytoplasme où naîtront plus tard les grains. Ainsi Platner (1889) constate que, plus les grains de Cl. Bernard deviennent nombreux pendant la phase de régénération, plus le parasome devient petit, pâle; finalement il disparaît complètement, laissant quelquefois derrière lui quelques restes filamenteux. Il semble donc bien participer à la sécrétion, mais de façon indirecte, en se dissolvant dans le cytoplasme. Chez l'alevin de Truite (1893-*c*, 1894 *a*), nous attirons l'attention sur ce point que les premiers paranuclei se montrent huit jours environ avant l'éclosion (stade M), c'est-à-dire *immédiatement avant l'apparition des grains de sécrétion*. Après l'éclosion, les paranuclei sont bien plus abondants, quelquefois détachés du noyau et libres dans la zone basale de la cellule (2). « Peut-être s'y dissolvent-ils, concluons-nous; et s'ils contribuent à la formation de la sécrétion, ce ne peut guère être qu'indirectement et après assimilation, par le cytoplasme, des matériaux qu'ils lui apportent. » L'apparition des premiers grains, très petits, tout au sommet de la cellule, alors que le parasome est à la base, exclut toute idée de fragmentation directe. Galeotti (1895), chez le *Spelerpes*, croit bien le voir parfois se fragmenter en granules arrondis, mais de réactions différentes des grains de zymogène, non fuchsinophiles, s'accumulant en un point de la cellule, et destinés probablement à prendre part à la

(1) Nous n'avons jamais pu retrouver ceci dans les vrais paranuclei.
(2) Vers la même époque les grains de Cl. Bernard abondent de plus en plus.

sécrétion. Mais la formation des grains de zymogène en resterait indépendante.

Confirmation, recherches sur la Salamandre.

En 1899 (*d*) et 1900 (*d*), nous revenons sur le sujet *chez la Salamandre*. Nous voyons, dans les premières heures de la digestion, les paranuclei, de moins en moins abondants, pâlir, devenir flous, disparaître comme dissous dans le cytoplasme. D'autre part, une injection de pilocarpine amène leur disparition totale en moins de deux heures. Les couches périphériques s'écaillent et se dissocient graduellement. Y a-t-il là simple dissolution de ces couches, devenues plus sensibles encore à l'eau que normalement, ou même simple gonflement par hydratation? Certaines images portent à le croire. Mais c'est un point très délicat sur lequel nous faisons des réserves. D'autres images semblent plaider en faveur d'une dissociation directe des lamelles en filaments (liquide de Zenker); parfois le corpuscule en voie de disparition a un aspect vaguement filamenteux (avec disposition concentrique), ou même ses filaments se résolvent en files de granules plus ou moins allongés (1). Quoi qu'il en soit, c'est autour du paranucleus, ou au point où il vient de disparaître, que nous voyons se constituer, au sein d'un protoplasme d'aspect homogène, les formations connues sous le nom de filaments basaux ou prézymogènes, ergastoplasme, etc..., sur lesquels nous reviendrons dans un instant. Ces filaments, ou bâtonnets, ou vermicules, d'abord petits et peu allongés, ont encore un certain temps en ce point une sorte de disposition tourbillonnaire, quelquefois autour d'un reste de parasome (2). Pour nous, il en est évidemment la matrice. Souvent enfin, le cytoplasme basal entier a tendance à se fragmenter en feuillets ou lamelles concentriques autour de ce point après coagulation par les réactifs (Salamandre, Chien) (3).

Recherches sur la Couleuvre.

Chez la Couleuvre d'autre part (1902-*d*), nous avons suivi rapidement le sort des parasomes sur une nombreuse série de sujets ayant chacun avalé une Grenouille depuis des durées respectives d'une heure et demie, trois, six, douze, vingt-quatre et quarante-huit heures (4), ou à jeûn après ce repas depuis quatre, six, dix et soixante-douze

(1) Il faut distinguer, semble-t-il, deux variétés du processus : 1° un lent processus d'effritement des lamelles périphériques où prennent naissance des filaments ; — 2° une dissociation, dissolution ou gonflement en masse du paranucleus à certains stades du cycle sécrétoire, précédant une nouvelle élaboration intense.

(2) La portion centrale paraît plus résistante, mais souvent elle ne se distingue plus quand arrive la dissociation.

(3) Par le liquide J notamment; il semble alors que les couches périphériques du parasome, en se gonflant et s'hydratant, s'incorporent strate par strate au protoplasme, dont elles assureraient le renouvellement.

(4) L'estomac n'est complètement vide qu'au quatrième jour; au deuxième, on n'y trouve plus que le squelette.

jours, etc., et même quatre-vingt-treize jours. Dans les premières phases de la digestion, il semble se former relativement peu de grains de sécrétion nouveaux ; les anciens s'éparpillent dans toute l'étendue du corps cellulaire et y augmentent peu à peu de volume jusque vers la sixième heure, où quelques-uns sont énormes. Ils sont peu à peu excrétés à partir de la troisième heure. C'est de la douzième à la vingt-quatrième heure seulement que l'on assiste nettement à une véritable poussée abondante de nouveaux petits grains, augmentant jusque vers le quatrième jour. Or, au bout de quelques heures, les paranuclei, qui existaient à jeun dans toutes les cellules principales, ont commencé à se dissoudre dans le cytoplasme basal, évidemment pour lui apporter leur contribution de matériaux nécessaires à cette élaboration. A la vingt-quatrième heure, d'autre part, les filaments basaux sont particulièrement abondants, ainsi que les chaînettes de grains sur lesquelles nous reviendrons. Pendant le jeûne prolongé, au contraire, on voit peu à peu les grains de Cl. Bernard diminuer de nombre et de taille ; au dixième jour, ils sont très petits et très clairsemés. A partir du soixante-douzième jour, ils ont généralement disparu de la presque totalité des cellules. Celles-ci sont considérablement diminuées de volume (souvent de moitié), allongées, presque remplies par le noyau qui a peu varié, et *par le paranucleus* qui a considérablement augmenté. C'est dans ce cas que les parasomes forment des calottes tellement épaisses ou des segments d'ovoïde si gros qu'ils peuvent dépasser en volume le noyau lui-même. Ils l'entourent à demi, l'abritant dans une cavité cupuliforme assez largement ouverte, et le masquant en partie. Ils sont alors facilement isolables *(fig. 21)*. Cette augmentation de volume du parasome au cours d'un jeûne prolongé chez les animaux à repas très espacés nous semble absolument typique. Elle montre d'abord qu'il est susceptible de s'accroître..., les feuillets nouveaux paraissant au contact du noyau. Elle semble bien indiquer en outre que c'est là une véritable réserve de substances nécessaires pour les élaborations futures, puisque, dès les premières heures d'une nouvelle digestion, ce parasome va disparaître.

Opinions différentes.

Avant de terminer, ajoutons que certains auteurs sont bien moins affirmatifs en faveur du rôle sécrétoire des paranuclei. Ainsi Eberth et K. Müller (1892) (1) ne les croient pas en rapport « direct » avec la formation du zymogène, car ils les trouvent aussi bien dans les

(1) Dans son premier travail (1890), K. Müller décrivait les « Nebenkerne » comme disparaissant simplement dans la zone filamenteuse basale comme ils s'y étaient formés,

cellules qui en contiennent que dans celles qui en sont privées; d'autre part, ils ne seraient pas constants chez tous les sujets. Leur accroissement indiscutable pendant l'activité de la glande montrerait pourtant qu'ils ont un certain rapport avec la sécrétion. Les deux auteurs croient les retrouver dans la lumière des alvéoles, ce qui ne semble pas avoir été vérifié depuis, sauf à l'état exceptionnel. W. Carlier (1896) croit simplement, sans preuves à l'appui, que le nucléole sort et se dissout dans le protoplasme sans se transformer en un véritable paranucleus. Tschassownikow (1901) nie toute participation de sa part à la formation du zymogène. Mouret (1895), Mathews (1899) le considèrent, nous l'avons vu, comme un simple enchevêtrement de filaments préexistants; ils ne lui attribuent donc aucun rôle en tant que paranucleus, mais nous allons voir qu'ils en font jouer un important aux filaments eux-mêmes. Ch. Garnier (1897, 1899) soutient une opinion assez analogue.

Résumé des opinions sur le rôle du paranucleus.

En résumé, quelques auteurs attribuent au corpuscule paranucléaire un rôle dans le rajeunissement ou le remplacement de la cellule : Ogata (1883), Ver Eecke (1893), Haagen (1897), ce dernier sous une forme dubitative. La plupart abandonnent ou combattent cette hypothèse. Son rôle dans la sécrétion est au contraire admis plus ou moins nettement par Ogata (1883), Platner (1886, 1889), Nicolaïdès et Melissinos (1890), Eberth et K. Müller (1892), Laguesse 1893 à 1902), Ver Eecke (1893), Galeotti (1895), W. Carlier (1896), Haagen (1897)... Mais, parmi ces auteurs, seuls Ogata et Haagen croient voir une fragmentation directe en grains de zymogène; Nicolaïdès et Melissinos ne la considèrent que comme vraisemblable. Ver Eecke voit simplement les paranuclei devenir granuleux. Galeotti admet la fragmentation, mais en grains spéciaux différents du zymogène et sans rapports avec lui. D'autres croient assister à une dissolution plus ou moins accompagnée de dislocation dans le protoplasme : (Platner, 1889, Laguesse, 1893 à 1902) et par conséquent à un simple apport au cytoplasme, par le parasome, de matériaux provenant du noyau, et nécessaires à l'élaboration. W. Carlier se rapproche de cette opinion. Eberth et K. Müller croient seulement à un certain rapport, encore vague, avec la sécrétion. D'autres nient l'existence du parasome en tant que corpuscule autonome (Mouret, Mathews, Garnier *pro parte*), tout en accordant un rôle aux filaments constituants. D'autres enfin nient toute participation à la formation du zymogène (Tschassownikow, 1901), ou réservent abso-

lument leur opinion sur sa destinée (HENNEGUY 1894-1896, PISCHINGER, 1895). Rappelons que beaucoup se contentent de certifier son existence, que plusieurs la mettent encore en doute.

L'ergastoplasme.

PFLÜGER décrit des stries dans la zone basale.

Premiers travaux. — Nous avons vu que PFLÜGER (1869-*b*), a le premier signalé l'existence plus ou moins marquée, dans la zone basale de la cellule, de stries dirigées dans le sens de la hauteur, et venant généralement se perdre sur les côtés du noyau. Il croyait y voir des terminaisons de fibrilles nerveuses, opinion qui a dû être rapidement abandonnée. Mais la striation elle-même a été constatée depuis lors par la plupart des auteurs (R. HEIDENHAIN, 1875, KLEIN, 1879-*b*, LAWDOWSKI, 1889, etc.). KÜHNE et LEA (1882) l'ont observée sur la cellule vivante et en place, chez le Lapin.

R. HEIDENHAIN les isole : ce sont pour lui probablement des canalicules.

Elle est souvent très peu marquée (Poissons osseux par exemple). HEIDENHAIN montre qu'après deux ou trois jours de macération dans le chromate neutre d'Ammoniaque à 5 p. 100, les stries deviennent plus visibles. Par une plus longue macération la substance fondamentale homogène interposée se dissout; on obtient isolé l'amas de granules, d'où partent des filaments légèrement courbés (parfois variqueux par l'acide osmique), réunis encore par un reste de substance interposée. Enfin ils deviennent libres. L'auteur se demande si ce ne seraient pas là des canalicules, des voies préformées destinées à contenir les files de fins granules de sécrétion avec lesquels il les trouve souvent en continuité insensible. KLEIN (1879-*b*) les considère au contraire comme des trabécules longitudinales plus épaisses du réseau protoplasmique, LAWDOWSKI (1888) comme des rangées de granules.

EBERTH et K. MÜLLER : ce seraient des filaments épaissis spéciaux.

EBERTH et K. MÜLLER (1892), dans la cellule pancréatique de la Salamandre d'hiver, décrivent la zone basale comme formée d'un réseau de filaments généralement délicats, sinueux, un peu granuleux, faiblement colorés, pour la plupart longitudinaux, d'où l'aspect strié. Ils insistent sur ce fait qu'il en est parmi eux qui se gonflent et se distinguent par leur volume, leur rigidité, leur aspect homogène, leur affinité pour les colorants.

VER EECKE (1893) signale également un appareil filamenteux, mais simplement constitué par le « spongioplasme », formé de filaments

probablement en partie simplement entrecroisés, en partie anastomosés en réseau. W. Carlier (1896) y voit un produit artificiel.

Depuis longtemps, par conséquent, on a vu des filaments spéciaux dans la base des cellules pancréatiques, et l'observation de Kühne et Lea, facile à répéter, prouve que ces filaments ont une existence bien réelle. Nous les avons sommairement décrits et figurés dans notre première *Revue générale* (1884-*b*) [*fig.* 15]. Mais à cette époque nous étions assez indécis à leur égard. Nous ne les avions vus que dans les coupes, après fixation au liquide de Flemming, de Kleinenberg, etc., la striation nous apparaissait peu ou point marquée sur la cellule vivante des Poissons osseux que nous venions d'étudier. Il nous était difficile de distinguer les dispositions réelles de celles dues à l'action des réactifs. Assurément ceux-ci exagèrent la striation, et c'est précisément dans les points moins bien fixés, au centre des fragments, que le protoplasme entier offre un aspect filamenteux ou réticulé (liquide de Flemming), tandis qu'à la périphérie, sans technique spéciale, on ne voit en général sur un fond homogène que de fines stries assez difficiles à mettre en évidence.

Travaux d'Altmann, Mouret, etc. — C'est vers ce moment que parut le livre d'Altmann (la 1re édition en 1890, la 2e remaniée en 1894) sur les *Organismes élémentaires*. On sait qu'Altmann prétend démontrer dans ce travail que le protoplasme est essentiellement constitué de fins granules (théorie granulaire), véritables unités vivantes ou *Bioblastes*, assimilables aux microorganismes, se reproduisant par division (*omne granulum e granulo*), et unis entre eux par une substance à peu près inerte qui est une sorte de zooglée. La véritable unité morphologique est le Bioblaste; la cellule n'en est qu'un agrégat, une colonie. La théorie d'Altmann n'a pas réussi à s'implanter; de nombreux faits plaident contre elle ; ce n'est pas le lieu de les discuter ici. Mais le discrédit qui la poursuit a fait trop négliger les faits mis en relief par l'auteur dans les glandes, et ses généralisations trop hâtives ont nui à ses excellentes observations, illustrées de planches souvent merveilleuses de fini et d'exactitude dans le dessin et le coloris. On croirait avoir la préparation sous les yeux. Les glandes en effet, avec leurs grains de sécrétion, lui offraient un merveilleux terrain. Ne parlons ici que du pancréas. Altmann décrit et figure (Pl. VII, *fig.* 1), une coupe de l'organe au repos chez la Souris, (fixation au bichromate de potasse et acide osmique, coloration à la fuchsine acide, différenciation à l'acide picrique). Outre les grains de Cl. Bernard, vivement colorés

Altmann : ce sont des « filaments végétatifs » élaborateurs issus des « *Bioblastes* ».

par la fuchsine, il montre, très tranchants également sur le fond jaunâtre de la zone basale, de nombreux « filaments végétatifs » fuchsinophiles, très nettement limités, sous forme de vermicules minces, en bâtonnets droits ou courbes, en crochets, etc., le plus souvent légèrement sinueux.

Leur formation et leur dissociation.

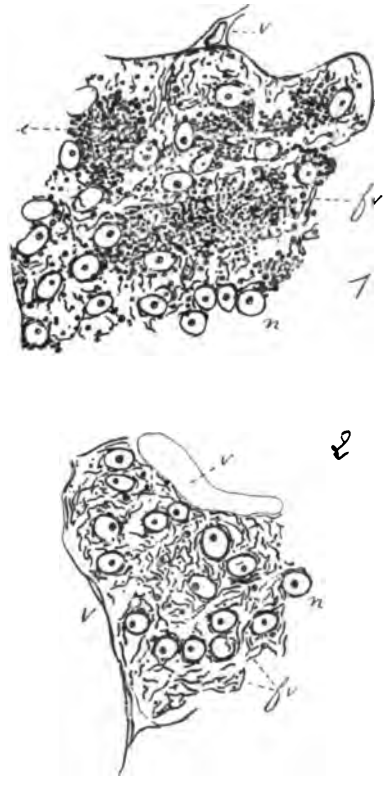


Fig. 22. — Les *Filaments végétatifs*, d'après Altmann (1894) (portions des fig. de la pl. XXX). Pancréas du Chat : 1, au repos ; — 2, trois heures après injection de pilocarpine. — Fixation au liquide osmio-bichromique ; — fuchsine acide).

fv, filaments végétatifs [ergastoplasmiques] ; — *z*, zymogène ; — *n*, noyaux ; — *v*, vaisseaux capillaires.

Avec d'autres mélanges fixateurs (azotate de mercure, acide formique ou acétique), il peut, en faisant varier les composants, tantôt fixer les grains sans permettre la coloration des filaments (acide acétique), tantôt dissoudre les grains (acide formique) et mettre ainsi d'autant mieux en évidence les filaments seuls, qui se colorent vivement alors. Altmann retrouve la même structure dans le pancréas des Vertébrés de toutes classes. Par la pilocarpine, chez le Chat, il voit les grains de Cl. Bernard disparaître presque complètement en deux à trois heures ; il ne reste que les filaments et quelques fins granules [*fig.* 22]. On voit en outre sur les figures, bien que l'auteur ne le dise pas, que les cellules ayant diminué de volume, les filaments sont relativement plus nombreux, et qu'il y en a beaucoup de courts, souvent punctiformes. Altmann a décrit ces images bien plus en détail sur la parotide (Chat), et sur de nombreuses autres glandes des Vertébrés (glande abdominale du Triton notamment). Il voit souvent au début du processus les filaments de toute taille mêlés ; il en retrouve plus tard de moniliformes, qui se dissocient en chaînettes

de petits grains. Puis l'amas de véritables grains de sécrétion se reconstitue aux dépens de ces derniers qui grossissent. Il conclut de tout ceci que, dans les cellules, nous ne voyons pas les granules primaires du protoplasme (bioblastes), tellement ils sont petits. Mais, lors du processus d'élaboration, certains d'entre eux grossissent, s'allongent, et deviennent des « filaments végétatifs » fuchsinophiles. Ceux-ci, par désagrégation, donnent de nouveaux petits grains, plus volumineux pourtant cette fois et bien visibles, également fuchsinophiles, qui, par croissance et assimilation, se transforment en grains de sécrétion. Au cours de cette croissance, ils peuvent changer de constitution chimique (parotide) et devenir plus acidophiles, prendre, au lieu de la fuchsine, l'acide picrique ou un mélange des deux (1). Dans le pancréas, ils restent fuchsinophiles. « Le but des filaments végétatifs est apparemment de favoriser la génération d'un plus grand nombre de nouveaux granules dans un temps plus court. » L'auteur rapproche ces filaments différenciés des fibrilles musculaires et nerveuses; il les appelle végétatifs pour les en distinguer, parce que, contrairement à elles, ils servent aux fonctions végétatives de la cellule et n'ont qu'une existence temporaire.

Altmann a donc commencé à mettre en lumière la formation des grains de sécrétion aux dépens des filaments de la base. Mais, comme nous le disions plus haut, les théories ont ici nui aux faits. L'auteur dépasse tout de suite le but en concluant que, d'une manière générale, toute sécrétion est « un processus granulaire »; ce qui paraît au moins exagéré (2).

Mouret : ce sont des filaments de « substance prézyomgène. »

Mouret (1895) a évidemment subi l'influence de ces idées; il emploie, entre autres mélanges fixants, celui d'Altmann; mais il se sert également du liquide de Kleinenberg, ou du sublimé acétique d'après la formule de Roule, de sorte qu'il voit les choses un peu différemment (Chien, Grenouille, Salamandre). A la place des vermicules nettement définis de tout à l'heure, Mouret nous montre des filaments beaucoup plus vagues. Il admet que le cytoplasme est constitué par deux substances : l'une fondamentale et homogène; — l'autre filamenteuse, destinée à donner naissance au zymogène, et qu'il appelle pour cela *substance prézymogène*. Les filaments de substance prézymogène, abondants à la base (« *matrice* » de la cellule), surtout à la fin de

(1) Dans la parotide, Altmann montre les filaments bien plus nombreux à la sixième heure après l'injection de pilocarpine, c'est-à-dire au moment où vont reparaître les premiers petits grains.

(1) Altmann ne parle pas des paranuclei, et n'en figure point.

l'excrétion, semblent se tasser pour former des amas ou corpuscules paranucléaires, puis se réduisent en fines granulations répandues dans tout le protoplasme, où elles grossissent et mûrissent pour devenir les grains de zymogène.

Erik Müller (1898) retrouve et figure, dans les glandes salivaires et le pancréas, les filaments nets et bien limités d'Altmann. Il ne les voit bien dans le pancréas du Chat qu'après excitation et rejet des granules. Il n'a pu décider s'il en existe au repos. Ils ont un rôle évident dans la sécrétion; mais l'auteur n'a pu se convaincre, ni qu'ils dérivent de grains, ni qu'ils en donnent par fragmentation.

Giannelli (1898-*a*) décrit et figure dans la zone basale (Rat, Chien, après sublimé) plutôt des petits blocs allongés, rappelant les corpuscules de Nissl de la cellule nerveuse, que de véritables filaments. C'est une « substance métaplasmatique », occupant les mailles d'un réseau, et qu'il appelle avec Mouret substance prézymogène. Il la voit diminuer pendant l'élaboration de nouveaux grains.

Solger : « filaments basaux » des glandes salivaires.

Filaments basaux de Solger. — Pendant ce temps un mot nouveau apparaissait, dans l'étude d'autres glandes. Solger (1894) signalait dans les cellules séreuses de la sous-maxillaire de l'Homme des formations filamenteuses, sur lesquelles il revenait en 1896, en leur donnant le nom de *filaments basaux* (*Basalfilamente*, *Basalbündel der Filarmasse*). C'était ici un groupe assez serré de filaments ou bâtonnets épais, à peu près parallèles, droits ou légèrement courbés, vivement colorables par l'hématoxyline, situés à la base de la cellule, à côté et un peu au-dessous du noyau, formant souvent un groupe de chaque côté. Solger les rapprochait des filaments de Heidenhain, d'Altmann, de K. Müller. Mais il n'a pu les suivre aux différentes phases de la sécrétion. Il les considère comme des portions spécialement différenciées de la « masse filaire » de Flemming.

Zimmermann : ce sont des lamelles.

Zimmermann (1898), dans la cellule pancréatique de l'Homme comme dans les salivaires, retrouve des aspects analogues; toutefois il croit voir dans les stries basales, non des filaments mais des lamelles plus ou moins parallèles à l'axe cellulaire. Il les aperçoit particulièrement bien quand la base se présente de face; elles sont ordonnées en groupes, sensiblement parallèles dans chacun d'eux, chacun d'eux étant différemment orienté.

Travaux de l'École de Nancy. — Mais, vers cette époque, la question se précisait sur certains points et prenait une tournure un peu nouvelle entre les mains de Ch. Garnier et des frères Bouin.

Ch. Garnier : réactions spéciales des filaments : leur basophilie caractéristique.

Dès la fin de 1897, Ch. Garnier, élève de Prenant, reprenait dans un court article l'étude des « filaments basaux » de Solger dans les glandes salivaires, et, sur les conseils de son maître, les rapprochait à la façon d'Eberth des éléments chromatophiles paranucléaires signalés ailleurs. Il cherchait à élucider leur signification. Ces « formes paranucléaires », comme il appelle l'ensemble de toutes ces formations pour bien marquer le rapprochement qu'il fait, résultent de l'association de filaments ou « fines travées flexueuses et déliées, possédant toujours au moins une de leurs extrémités effilée », et de « masses chromatiques » de taille et d'aspect variables. Les filaments « se continuent, plus ou moins visiblement selon les cas, avec le réseau protoplasmique de la cellule. D'aucuns, ramifiés et anastomosés, apparaissent plus nettement comme des épaississements du réseau cellulaire. » Ils s'en distinguent par leur *réaction basophile* caractéristique. C'est dans la sous-maxillaire de l'Homme qu'ils sont le plus nets. Ils se groupent en un ou deux faisceaux généralement arqués (buissons de Solger). Tel de ces corps filamenteux peut s'individualiser, et s'isoler du cytoplasme voisin pour former un corps paranucléaire unique en demi-lune, comparable à ceux décrits par Eberth et K. Müller dans le pancréas (*fig.* 23 et 24).

Fig. 23. — *L'Ergastoplasme* dans la sous-maxillaire de l'Homme d'après Ch. Garnier (1897). — Cliché emprunté à la *Bibliographie anatomique*.

1. En *a*, filaments basaux réunis en un seul faisceau arciforme et cintrés autour du noyau *b*. — 2, filaments formant deux faisceaux. — 3, filaments basaux de forme irrégulière, ramifiés, et se continuant très nettement avec le réticulum protoplasmique *r* : *b*, noyau en caryolyse.

L'analogie est encore plus frappante quand les filaments s'associent à un corpuscule chromatique réfringent, et s'enroulent ou se pelotonnent autour de lui, pour former une « figure paranucléaire composée ». D'autres, au voisinage, peuvent garder leur indépendance. « On

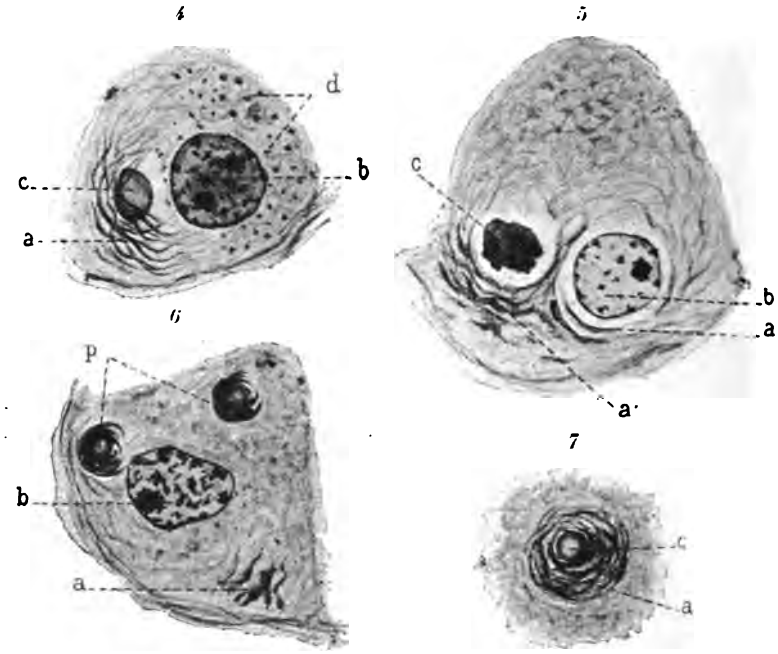


Fig. 24. — *L'Ergastoplasme* dans la sous-maxillaire de l'Homme, d'après Ch. Garnier (1897). Formation d'images paranucléaires (*Nebenkerne*) par association des filaments basaux et de corps chromatiques intraprotoplasmiques.

4 *a*, filaments basaux centrés autour du noyau *b* ; — *a*, faisceau de filaments renfermant dans sa concavité un corps chromatique volumineux *c*, de forme irrégulière. — 5, filaments cintrés autour d'un corps chromatique ; *d* zymogène ; — 6 : trois figures paranucléaires, dont deux, *p*, sont formées par des filaments arqués groupés autour d'un corpuscule chromatique central ; la troisième est constituée par des filaments basaux *a*. — 7, corps paranucléaire isolé : *a*. filaments spiralés ; *c*, corps chromatique central.

a alors l'impression d'un groupe résiduel de filaments ayant conservé leurs rapports primordiaux avec les travées cytoplasmiques, après avoir échappé à la force attractive qui a eu pour conséquence l'orientation circulaire et le centrage autour d'un point chromatique des filaments qui se sont trouvés à portée de ce tourbillon hypothétique. Les trouvant au maximum dans la cellule vide, l'auteur les croit en rapport avec la sécrétion. Ce doit être là un protoplasme de nature spéciale, ou

tout au moins « plus apte à se charger en certains cas de substance à réaction basophile; un protoplasme auquel, par suite, seraient plus particulièrement dévolues des fonctions déterminées dans la cellule, et que, d'accord avec M. et P. Bouin, Ch. Garnier propose de dénommer *ergastoplasme* (plasma élaborateur. de ἐργάζομαι, j'élabore en transformant).

Leur rôle élaborateur : « *ergastoplasme* » de Garnier et des frères Bouin.

La basophilie de ces formations, et les relations étroites qu'elles affectent avec les noyaux en caryolyse, lui font admettre une participation du noyau encore mal définie à leur formation. Il ne parlait pas spécialement du pancréas, pourtant il signalait celui de la Grenouille comme lui ayant servi de point de comparaison.

Les frères Bouin décrivent l'ergastoplasme dans les cellules sexuelles lors de l'élaboration.

Les recherches des deux autres élèves de Prenant auquel Garnier faisait allusion, paraissaient d'abord en 1898 (*a*), puis l'année suivante (1899) plus en détail. Ces auteurs retrouvaient des formations filamenteuses analogues dans la cellule mère du sac embryonnaire des Liliacées. Nous ne pouvons pas insister sur cette histoire générale de l'ergastoplasme, qui s'éloigne un peu trop de notre sujet. Disons seulement que, dans ce travail, les frères Bouin assistent à la différenciation de l'ergastoplasme, qui leur paraît consister surtout dans l'épaississement et le changement de chromaticité (basophilie) de certaines travées du « réticulum protoplasmique ». Celles-ci peu à peu rompent leurs anastomoses, se dégagent plus ou moins du reste, tendent à se grouper, à se fusionner par une « sorte de gélification », et à constituer ainsi des corps paranucléaires. Puis, ces corpuscules et les filaments restés isolés disparaissent. Pendant la phase de différenciation de l'ergastoplasme, qui se fait au voisinage et tout autour du noyau, celui-ci subit uue sorte de « déchromatisation » qui semble marquer sa participation au phénomène; et sa chromatine, par la méthode safranine-vert lumière, perd complètement sa safranophilie pour prendre la couleur acide. On a déjà observé, et M. et P. Bouin en vérifient la présence, de phénomènes analogues chez les animaux, dans l'oocyte (*Asterina gibbosa*, 1898-*b*). Dans ce cas comme dans le premier, l'ergastoplasme achève son évolution et disparaît un peu avant l'époque où s'accumulent les réserves de deutoplasme. Il semble qu'il y ait là une période d'élaboration analogue à celle de la cellule glandulaire, et dans laquelle l'ergastoplasme joue un rôle analogue (1). Prenant (1898, 1899) a groupé depuis tous les faits du même genre.

(1) Vers la même époque (*Bibliographie anatomique*, 1899, p. 141), les frères Bouin ont également mis en évidence l'ergastoplasme dans les cellules séminales (*Lithobius*), où il a été fréquemment retrouvé depuis.

Ajoutons simplement à ce propros que déjà VAN BAMBECKE avait signalé des dispositions se rapprochant de celles-ci, dans l'œuf du *Pholcus phalangoïdes* (désagrégation du corps vitellin en fragments allongés, puis en granules). Depuis, VAN DER STRICHT (1902 à 1904) (1) a décrit dans l'oocyte des Mammifères (Chauve-Souris surtout), sous le nom de « pseudochromosomes », des filaments analogues, et de même rôle éventuel, qu'il rapproche de l'ergastoplasme des frères BOUIN. Il a suivi avec soin l'évolution de ces filaments, qui, semblables aussi aux *chondriomites* de BENDA, prendraient naissance au voisinage immédiat du noyau par la juxtaposition de fines granulations ou *mitochondries* (BENDA), s'épaissiraient considérablement pour former des *boyaux vitellogènes* voués à la désagrégation au moment del'apparition du deutoplasme. Mais VAN DER STRICHT ne décrit pas leur fusionnement en corpuscules paranucléaires. Il les voit naître au contraire dans une couche de protoplasme condensée autour du noyau (couche vitellogène), qui est elle-même en rapports intimes avec le corps vitellin de BALBIANI : c'est-à-dire avec une formation qui a été considérée elle-même comme un paranucleus, bien qu'elle ait une origine spéciale. La couche vitellogène pourtant ne fait point partie du corps vitellin. Ce serait du protoplasme qui se différencie à son contact (couche mitochondriale, analogue à celle décrite par MEVES autour de l'idiozome dans le spermatocyte).

Travail définitif de GARNIER.

Mais revenons à la cellule pancréatique. CH. GARNIER (1899) précise sa conception dans son mémoire définitif. Dans les glandes salivaires, dont il étudie plusieurs variétés, et chez plusieurs espèces animales, il retrouve partout, vers la base des cellules, l'ergastoplasme plus ou moins abondant, le plus souvent sous la forme de filaments, quelquefois remplacés par des formations en boules (glandes de la base de la langue du Hérisson). Les filaments ergastoplasmiques se développent, dans la cellule déchargée, aux dépens de travées du réticulum protoplasmique acidophile, qui peu à peu se colorent de plus en plus intensément, deviennent manifestement basophiles, et s'épaississent, isolées ou groupées en faisceaux. Elles perdent le plus souvent alors leurs anastomoses, mais restent en continuité, à une de leurs extrémités au moins, avec la trame cytoplasmique réticulée. A mesure que s'élabore « le matériel de zymogène », les filaments pâlissent, diminuent de nombre et d'importance. Ils ont disparu ou ne persistent qu'à l'état de vestige dans la cellule rechargée. Parfois alors « ces masses rési-

Il confirme ses premiers résultats.

(1) Notamment en *C. R. de l'Association des Anatomistes* et de l'*Anatomische Gesellschaft*.

duelles de l'ergastoplasme, pour pouvoir survivre au milieu des grains, ont rassemblé leurs filaments en corps complexes », que l'auteur considère comme paranucléaires ; c'est une réserve pour un acte sécrétoire ultérieur. Jamais il n'a vu la fragmentation des filaments et leur dissociation en grains de zymogène. Les grains apparaissent très petits, d'abord aux points nodaux du reticulum cytoplasmique (puis dans les mailles), sans être fatalement en rapport immédiat par conséquent avec les filaments ergastoplasmiques, qui, grâce à leur continuité avec elles, ont réparti « le long des mailles du cytoplasme les substances qu'ils ont élaborées ». Pourtant, là où existent des boules de la même substance, elles finiraient probablement « par se fragmenter pour former les grains de zymogène » ; certains paranuclei auraient la même destinée ; d'autres ne leur donneraient naissance qu'indirectement.

Rapports de l'ergastoplasmo avec le noyau : drainage.

L'ergastoplasme apparaît au voisinage du noyau, sous le pôle inférieur duquel son lacis filamenteux forme souvent une sorte d'arc de cercle « donnant l'idée d'une corbeille ». Mais les rapports avec le noyau sont plus intimes encore. Pendant sa période de formation, ce dernier présente des variations de chromaticité ; chromatine et nucléole paraissent d'abord augmenter de volume, puis le nucléole se fond dans le suc nucléaire ; une partie de la chromatine s'y dissout également, souvent après être devenue safranophile ; ce suc tend alors à se colorer en masse. A ce moment (parotide de l'Homme surtout) les filaments ergastoplasmiques viennent souvent se mettre en rapport avec le noyau, sur lequel ils s'insèrent et autour duquel ils s'irradient. Ils deviennent alors de plus en plus basophiles, « comme s'ils drainaient à leur profit les substances chromatiques du noyau ». Il y aurait alors, comme l'a décrit ailleurs Nicolas (gl. mucipares du Péripate), une véritable « excrétion nucléaire ». Même quand l'ergastoplasme n'affecte pas avec le noyau des rapports aussi nets, il y aurait à ce stade une diffusion dans le cytoplasme de la substance chromatique dissoute dans le suc nucléaire, et cette substance viendrait particulièrement imprégner l'ergastoplasme dont elle augmenterait la basophilie. Mais le noyau peut aussi, s'il croît rapidement en volume, se diviser par amitose, pour augmenter sa surface de contact avec le cytoplasme; et il n'est pas rare que l'un des nouveaux noyaux ainsi formés devienne safranophile (le premier restant gentianophile), et entre en caryolyse. Il peut se dissoudre, se fragmenter ou se métamorphoser pour arriver à la formation d'un véritable paranucleus : corps résiduel peu à peu dissous, ou matériel de réserve pour les sécrétions suivantes.

Amitoses fréquentes.

Les paranuclei dérivent des filaments.

Ces processus différents peuvent coexister dans la même glande ; le plus souvent l'un ou l'autre prédomine selon la glande ou selon l'espèce animale. Les paranuclei seraient les uns d'origine ergastoplasmique, comme nous l'avons vu tout d'abord; les autres, d'origine nucléaire; quelques-uns, enfin mixtes. Ce sont essentiellement des « masses résiduelles d'actes sécrétoires précédents ». Ch. Garnier n'étudie qu'en passant le pancréas de la Salamandre, pour y vérifier simplement la présence et les modifications des corps filamenteux d'Eberth et K. Müller par la pilocarpinisation, et y étendre sa théorie. Dans cette conception donc, « l'ergastoplasme apparaît comme un organe nécessaire à l'élaboration », servant d'intermédiaire entre les matériaux d'origne nucléaire et ceux d'origine cytoplasmique, les « combinant » entre eux.

Dans un petit travail ultérieur (1899-*b*), Garnier reprend l'étude des glandes salivaires du Rat après pilocarpinisation, et montre, dans ces conditions, une multiplication et une destruction intenses de la chromatine, toujours avec accompagnement d'amitoses nucléaires.

Prenant : « *Protoplasme supérieur* ».

Prenant (1898-1899), tout en guidant ses élèves dans leurs travaux, en faisait pendant ce temps ressortir l'importance. Cet *ergastoplasme* ou protoplasme élaborateur différencié, spécialisé pour certaines transformations chimiques complexes, il le rapprochait du *Kinoplasme* de Strassburger, du protoplasme cinétique spécialisé pour le mouvement (fibres du fuseau dans la division), de l'*archoplasme* de Boveri, qui paraît aussi jouer un rôle cinétique. Il groupait ces variétés et d'autres accessoires sous le nom de *protoplasme supérieur*..., c'est-à-dire de protoplasme différencié du reste de la masse sous une forme spéciale, avec une chromaticité plus marquée, et doué d'une activité plus particulière et plus considérable; destiné par conséquent à jouer un rôle prépondérant dans la vie de la cellule.

Travaux de l'école anglo-américaine. — Parallèlement à ces recherches, la question se développait sous un aspect un peu différent dans les pays de langue anglaise. Langley avait signalé depuis longtemps, dans les glandes gastriques, que le protoplasme basal, sur la cellule en activité, se teint plus fortement que le reste par l'acide osmique; cela décelait pour lui les premiers stades de la formation du zymogène dans cette région. D'autre part, dès 1891, Macallum avait trouvé dans la cellule pancréatique du *Diemyctilus*, outre le nucléole quelquefois émigré, mais ne contribuant pas à l'élaboration du zymogène, des formations ovalaires ou filamenteuses qu'il considérait, les

unes comme des parasites, les autres comme des produits de caryolyse et de cytolyse. Les grains de zymogène provenaient pour lui de la transformation d'une substance *prozymogène*, qui diffuserait du noyau dans le protoplasme cellulaire. « La chromatine du noyau, dit-il, donne naissance à une substance qui peut être appelée *prozymogène*, tantôt dissoute dans la substance nucléaire, tantôt rassemblée en masses (plasmosomes) (1) et finalement diffusée dans le protoplasme cellulaire, où elle s'unit avec un des principes constituants de ce dernier pour former le zymogène. » En 1891 (*b*), et surtout en 1895, le même auteur établit que les composés organiques du fer sont bien plus abondants dans l'organisme qu'on ne le supposait tout d'abord, et que la chromatine est l'un des plus importants. Pour déceler ce fer, il emploie d'abord le sulfure d'ammonium (1891), qu'il associe ensuite (1895) à l'hydrogène sulfuré; il décèle ainsi (1895), dans la zone basale de la cellule pancréatique (Amblystome) et de plusieurs autres animaux, la présence d'un composé ferrugineux organique d'autant plus abondant que le zymogène l'est moins, et qu'il regarde par conséquent comme le prozymogène de ses premières recherches. En 1897, il donne une méthode bien plus sensible et plus rapide pour déceler le fer dans les coupes. Les composés organiques du fer n'agissent pas sur l'hématoxyline; mais, en laissant la préparation de une à vingt-quatre heures (à 35 degrés) dans l'alcool acidulé par l'acide sulfurique, on transforme les composés organiques en composés inorganiques qui réduisent cette couleur. L'alcool acide laissant le fer là où il a été mis en liberté sous cette forme, les portions cellulaires qui en contiennent prennent seules une vive coloration noir bleu ou bleuâtre. De très faibles traces de fer larvé (*masked Iron*) peuvent ainsi être révélées (à l'exception de celui contenu dans l'hémoglobine et ses dérivés, pour lesquels il existe d'autres méthodes) (2). Ce procédé permet à MACALLUM de confirmer plus nettement ses premiers résultats.

MACALLUM : Existence dans la zone basale d'une « *substance prozymogène* » dérivée du noyau, plus ou moins diffuse.

Elle contient du fer organique, comme la chromatine.

C'est un terme analogue au sien (prézymogène) que MOURET a appliqué aux formations filamenteuses chromophiles de la cellule pancréatique.

BENSLEY (1898, *Quart. Journ.*, vol. XLI) retrouve plus tard, en démasquant le fer par les mêmes réactions, le *prozymogène* de MACALLUM sous l'aspect vaguement fibrillaire dans le protoplasme basal des cellules peptiques. Il l'appelle encore *chromatine cytoplasmique*,

BENSLEY : même « prozymogène », vaguement filamenteux dans la cellule peptique.

(1) Troisième acception de ce terme.

(2) MAILLARD (*Histologie* de PRENANT) se demande si ces procédés résisteraient à un examen critique un peu approfondi.

tout en reconnaissant que celle-ci diffère de la nucléaire à certains égards, notamment par la couleur métachromatique rougeâtre qu'elle prend par le violet de gentiane, et parce qu'elle retient moins la safranine. Les mêmes filaments de la cellule peptique ont été décrits depuis sous le nom de filaments basaux, par Théohari (*Archives d'Anatomie microscopique*, 1899, t. III), qui les voit se décomposer en fines granulations, puis sous le nom d'ergastoplasme par Cade (*Archives d'Anatomie microscopique*, t. IV, 1901).

Mathews : Zone basale nettement fibrillaire.

Mathews (1899) étudie le pancréas des Vertébrés de toutes classes et surtout des Amphibiens. Il considère le cytoplasme comme étant de structure réticulaire ou alvéolaire dans la zone apicale, filamenteuse dans le reste de la cellule. Les « fibrilles » remplissent généralement la base, entourant le pôle inférieur du noyau, et, partant de là, montent assez loin dans la cellule, parallèles à son grand axe. L'auteur (qui ne semble pas avoir connaissance des premiers travaux de Garnier), les décrit et les figure très abondantes, légèrement sinueuses, lisses, non anastomosées, généralement très longues (1), allant se perdre dans le cytoplasme apical. Fait essentiel, les fibrilles, à leur extrémité inférieure, prendraient naissance dans la membrane nucléaire, au contact, et, souvent au moins, dans l'intérieur même des croûtelles de chromatine qui font plus ou moins corps avec cette membrane. Par le mélange de Biondi, les « filaments » ne se teignent pas en rouge comme le cytoplasme, mais en rouge mêlé de vert, se rapprochant ainsi par leurs réactions de la chromatine.

Ces fibrilles sont plus ou moins basophiles.

Ils sont donc probablement constitués par une nucléo-albumine. Pourtant ils sont respectés en majeure partie par les solutions très faibles de potasse, qui dissolvent entièrement la chromatine. Leur réaction est donc plutôt encore cytoplasmique que nucléaire.

Augmentation puis diminution de la substance filamenteuse pendant la sécrétion.

A la fin d'une longue période de sécrétion, la substance filamenteuse est abondante, peut atteindre presque jusqu'à la lumière ; elle a disparu presque complètement au contraire à la fin d'une longue période de repos. L'extrémité nucléaire des filaments persiste généralement, est dans tous les cas la dernière à dégénérer. C'est aussi la première à apparaître. Pendant la sécrétion, le noyau est monté, se rapprochant du centre ; au repos, il s'en éloigne, mais son contenu en chromatine et nucléoles ne changerait pas. [Nous avons vu que les paranuclei, qu'il appelle *mitosomes*, peuvent, d'après l'auteur, apparaître après la fin de la digestion, et ne sont dus qu'à un enroulement secondaire et pour ainsi dire fortuit des filaments.]

(1) Il leur fait traverser toute la cellule.

Lors de la reconstitution du matériel de sécrétion, on voit, dit MATHEWS, la substance filamenteuse disparaître peu à peu du sommet à la base. Ces deux phénomènes marchent *pari passu*. « Cette coïncidence indique fortement que les granules de zymogène et le « cytomitoplasme » de la zone interne naissent comme produits de décomposition des filaments. »

« *Hylogénèse* »

C'est ici que MATHEWS se sépare formellement des auteurs français, et nous donne de la sécrétion, de la vie de la cellule en général, une théorie originale sous le nom de théorie de l'*hylogénèse*. Sous ce nom, il veut simplement désigner l'*élaboration* par la cellule, tandis qu'il réserve le nom de sécrétion pour ce que nous appelons *excrétion*, c'est-à-dire pour la décharge par la cellule de ses produits métaboliques. Nous préférons pour notre part continuer à appeler sécrétion l'ensemble de l'acte, et à y distinguer deux périodes, celle d'élaboration et celle d'excrétion; ces termes étant actuellement d'un usage courant en France. L'hylogénèse est donc l'élaboration, les *hylogènes* représentent l'ensemble des produits élaborés. Or, d'après MATHEWS, la sécrétion (excrétion) est un acte passif, dû au courant de lymphe interstitielle qui s'établit sous l'influence de l'augmentation de pression de ce liquide, à la suite de l'action des nerfs vaso-dilatateurs sur les artérioles. Ce courant dissout et charrie vers la lumière l'hylogène (zymogène) formé, fait remonter le noyau, le gonfle (d'où coloration moins intense de la chromatine), oriente les filaments parallèlement à l'axe et accuse la striation. Ce sont là tous phénomènes passifs.

Un seul élément élaborateur : la chromatine.

Un seul élément de la cellule apparaît vraiment vivant, vraiment actif, c'est la chromatine, puisque seule elle montre un pouvoir de synthèse organique, le pouvoir d'engendrer d'autres substances semblables à elle-même. En effet, le noyau n'agirait pas directement dans l'acte sécrétoire comme on l'a admis jusqu'ici; il n'éprouverait pas de changements actifs périodiques bien nets pendant cet acte (les variations de chromaticité signalées, variables avec les espèces et les individus, ne seraient pas en corrélation); les grains de zymogène se développeraient hors de son contact et d'abord le plus loin possible de lui; il n'aurait rien de commun non plus avec la formation des paranuclei. La marche progressive de toute différenciation de l'extrémité de la cellule vers le noyau rendrait hautement improbable que celui-ci ait une part active directe dans cette différenciation. Et pourtant c'est le noyau qui, par sa chromatine, comme nous venons de le voir, serait la seule partie vraiment active de la cellule. Comment donc se manifesterait cette activité? Lorsque la lymphe afflue, en même temps

Elle élabore la substance des filaments.

qu'elle détermine l'excrétion, elle apporte à la chromatine un matériel de nutrition plus abondant. Celle-ci, grâce à son pouvoir de synthèse, remanie ce matériel et élabore des substances nouvelles, dont la principale est la substance des filaments, qui recommencent à s'accroître à partir de leur insertion sur les croûtelles périphériques, la partie nouvellement formée repoussant devant elle de plus en plus loin dans le protoplasme l'extrémité libre. Si le stimulus nerveux cesse, l'artériole se contracte, la lymphe et l'oxygène cessent d'affluer, la chromatine cesse de former la substance des filaments ou en forme peu, et, dans ces derniers, le processus de décomposition l'emporte sur le processus de formation. Le filament ne serait pas en effet activement élaborateur comme le comprend GARNIER ; c'est par un processus de dégénération, de destruction (oxydation ou réduction probablement), qu'il donnerait naissance a du nouveau protoplasme apparaissant au contact immédiat du noyau, indifférencié, mais destiné à se transformer en grains de zymogène. Ceux-ci devront vraisemblablement subir encore une modification pour devenir, au voisinage de la lumière, le zymogène mûr. Le cytoplasme serait même capable de se transformer entièrement en matériaux hylogènes, et pourrait aussi être entièrement régénéré par la chromatine. En cette dernière, et en elle seule dans la cellule, est donc le siège du pouvoir de synthèse (1) ; l'affinité marquée de l'acide nucléique pour les albumines serait tout en faveur de cette théorie.

Qui se détruisent passivement pour donner naissance aux grains.

« Chromatine-ferment ».

Le processus synthétique serait probablement de la nature des fermentations ; la chromatine agirait à la façon d'un ferment, capable ici de former des substances nouvelles semblables à lui. MATHEWS s'appuie sur les idées de HOPPE-SEYLER, sur celles de PEKELHARING et HALLIBURTON, qui considèrent le fibrin-ferment comme une nucléo-protéide. Le fibrin-ferment soumis à la digestion peptique laisse en effet un résidu constitué par une nucléine vraie. Si le fibrin-ferment est une nucléo-protéide, il est très vraisemblable que la chromatine, cette autre nucléo-protéide, puisse agir à la façon d'un ferment. Et, de fait, WOOLDRIGE et HALLIBURTON n'ont-ils pas montré qu'il est possible de retirer de presque toutes les glandes, et même de la plupart des organes une substance provoquant la coagulation du sang ? Cette substance n'est-elle pas la chromatine, présente en effet partout

(1) MATHEWS applique cette théorie a la cellule en général ; l'aliment absorbe irait au noyau directement ou après préparation par le cytoplasme, et c'est grâce au pouvoir de la chromatine-ferment que se feraient les recombinaisons donnant du nouveau protoplasme, des nucléoles, et dans certaines conditions de la chromatine nouvelle. Mais la quantité de celle-ci en général subirait peu de variations.

où il y a des noyaux? MATHEWS n'hésite donc pas en dernière analyse à la considérer comme un *chromatine-ferment*, dont une très petite quantité suffit à transformer d'abondants matériaux. Quant aux « filaments », ils sont vraisemblablement constitués pour lui par une substance complexe dérivée de la chromatine, probablement une nucléo-albumine, qui se dissocie finalement en deux constituants, dont l'un forme les granules et l'autre le cytoplasme réticulé.

W. CARLIER (d'après PRENANT) aurait donné de l'élaboration un schéma analogue, dans lequel il admet que la chromatine cède au cytoplasme son acide nucléique devenu soluble, qui va former le prozymogène, tandis que la substance albuminoïde qui y était combinée, devenue libre, passe au nucléole.

Recherches personnelles sur l'ergastoplasme :

Recherches personnelles. — Un peu avant l'époque d'apparition des mémoires de MATHEWS et de GARNIER (dont le premier travail même, par suite de diverses circonstances, resta plus d'un an sans attirer notre attention), nous avions nous-même publié quelques recherches, en cours depuis plusieurs années, sur ce que nous appelions alors avec SOLGER les « filaments basaux ». Peu à peu nous arrivions, mieux que dans notre *Revue* de 1894, plus haut citée, à les dégager de ce qui pouvait être dû à l'action des réactifs. C'est d'abord, dans un travail sur les glandes salivaires, publié en collaboration avec notre élève JOUVENEL (1899). Nous retrouvons et figurons, dans la parotide humaine, les « filaments basaux » formant au noyau par leur ensemble une sorte de nid à bords épaissis, d'où l'apparence de profil d'un double buisson quand la fixation est moins bonne. Sur les points bien pénétrés par le liquide de Flemming, nous les voyons, à la façon des filaments d'ALTMANN, comme « de petits cordons allongés, minces, à extrémités mousses, légèrement courbés en S, se croisant fréquemment à angle aigu, mais sans s'anastomoser ». Dans la double coloration hématoxyline-éosine, ils prennent vivement l'hématoxyline, alors que le fond du cytoplasme se colore en rose. Mais ici intervient l'*artefact*. On les voit d'autant mieux que la fixation est moins complète ; le protoplasme dans lequel ils sont englués se disloquant, se colorant moins bien, se fissurant autour d'eux dans la même direction et venant doubler leur épaisseur en même temps qu'il rend plus flous leurs contours.

Dans les salivaires.

Dans la cellule pancréatique.

Un peu avant cette époque (1898), nous avions réussi à voir très nettement les mêmes filaments à l'état épars dans les cellules pancréatiques de la Salamandre, après dissociation extemporanée à l'acide osmi-

que (1). C'est vers le milieu de 1899 (*c* et *d*) seulement que nous publions ces recherches. Le protoplasma nous apparaît homogène,

Fig. 25. — *Ergastidions* (ergastoplasme) dans la cellule pancréatique de la Salamandre (figure présentée au Congrès de Paris, 1900).

1, 2, 3, cellules isolées par *dissociation par l'acide osmique ;* — *z*, grains de Cl. Bernard (zymogène) ; — *g*, graisse ; — *n*, noyau ; — *nu*, nucléole ; — *pa*, paranucleus ; — *er*, ergastidions, étirés par places en longs filaments ergastoplasmiques ; — *t* (en 7), *champ paranucléaire*, amas tourbillonnaires de courts ergastidions, au point où vient de disparaître le paranucleus ; — 6, filaments ergastoplasmiques avec renflements ou granulations mates, au centre desquelles se développent par places des grains de zymogène brillants ; — 7, chaînettes isolées de grains de zymogène encore réunis par un reste de filament ; — 4, ergastidions à l'*état vivant*, colorés par le vert Janus, fragment de cellule correspondant à la moitié de la zone basale ; — 5, formes plus complexes et plus rares (vert Janus) ; — 1, provient d'un animal à jeûn depuis trois jours, pilocarpinisé depuis six heures ; 2, d'un animal à jeûn depuis sept jours ; 3, d'un animal à jeûn depuis dix jours ; 4 et 5, d'un animal à jeun depuis cinq jours. — (Pour 1, 2, 3, Zeiss, apoch. imm. 2 mm, ap. 1.40 camera, avec oc. 12 pour 1, oc. 6 pour 2 et 3. — Pour 4 et 5, apoch. 1, 5, — oc. 6).

contenant seulement de très fins microsomes et de très fines vacuoles. Il est parsemé de filaments plus ou moins nombreux, un peu plus

(1) Le fragment, extrêmement petit et prélevé sur l'animal vivant, ne doit rester que une à cinq minutes dans l'acide osmique à 2 p. 100 ; on en dissocie rapidement les parties superficielles dans le même réactif, on lute à la paraffine et l'on observe de suite.

sombres que le fond (en l'absence de toute autre coloration que celle provenant du liquide dissociant). Ces derniers abondent dans la zone basale, mais se retrouvent sur les côtés du noyau, et même, dans les cellules épuisées, sur presque toute la hauteur de l'élément, jusqu'entre les grains de zymogène restants. De calibre assez régulier, minces, mousses à l'extrémité, légèrement flexueux, incurvés en virgule ou en S, se croisant, mais ne s'anastomosant pas, ils ont absolument l'aspect de *vermicules* (*fig.* 25). La plupart sont donc des *vermicules* ou bâtonnets, courbes ou sinueux, allongés, mais quelques-uns sont très courts, presque punctiformes (1) ; d'autres, très longs, véritables filaments, décrivent plusieurs sinuosités et sont capables de mesurer parfois près du tiers de la hauteur de l'élément. Ils sont isolés ou groupés en traînées ascendantes, d'où l'aspect strié de la cellule. Vers la base, ils sont généralement plus courts, dirigés un peu en tous sens, ou concentriques autour d'un paranucleus, ou enfin en une sorte de tourbillon. Par l'addition de vert de méthyle très faible, on arrive à les colorer plus vivement que le protoplasme ambiant ; si l'on ajoute ensuite de la glycérine, ils gonflent irrégulièrement, puis pâlissent et deviennent très difficiles à observer. Ces filaments flottent souvent isolés ou en partie isolés dans le liquide additionnel. Un certain nombre sont variqueux, et contiennent plusieurs granulations mates, un peu plus foncées, parfois un chapelet presque continu.

Les filaments rendus évidents par la dissociation dans l'acide osmique.

Dans les pièces fixées aux liquides de Zenker, de Flemming et avec nos mélanges chromo-acéto-osmiques plus forts (liq. D et J), nous retrouvons, par l'hématoxyline au fer, les vermicules avec un aspect identique, plus vivement colorés que le fond, en noir bleuâtre ou brunâtre, et groupés de la même façon. Ces filaments se retrouvent à peu près en tout temps, mais ils deviennent beaucoup plus abondants dans les périodes de sécrétion active ou après injection de pilocarpine. La cellule, amincie, allongée, se montre alors souvent finement striée, vermiculée dans toute sa hauteur. Les formes très allongées ne semblent se former que quand la cellule est peu pressée de sécréter; quand les repas, les excitations s'espacent davantage. Chez le Triton, la Grenouille, l'Orvet, nous retrouvons les mêmes filaments.

Dans les pièces fixées par l'hématoxyline au fer.

D'autre part, chez la Salamandre, dans les coupes, non seulement certains filaments se montrent variqueux, mais chaque varicosité con-

(1) Indépendamment de ce fait qu'un filament, vu en coupe optique transversale ou oblique, affecte le même aspect punctiforme. Mais on le voit fuir en manœuvrant la vis. A un premier examen, les corpuscules punctiformes apparaissent donc plus nombreux qu'ils ne sont réellement.

tient une granulation mate plus foncée, au centre de laquelle on peut trouver un petit grain réfringent, de même aspect que le zymogène. Dans la période d'élaboration, les grains réfringents de l'amas apical sont mélangés de nombreuses petites granulations mates analogues aux précédentes.

Enfin, comme on l'a signalé depuis longtemps, nous constatons que les grains de Cl. Bernard sont disposés de préférence en files parallèles à l'axe de l'élément. Dans les cellules chargées à la pointe seulement, des files de ce genre apparaissent complètement dégagées de l'amas apical, entre le noyau et lui. Par la dissociation dans l'acide osmique, nous parvenons à isoler complètement quelques-unes de ces files ou chaînettes de grains, encore reliés entre eux en chapelet par un filament aminci, observation à rapprocher de celles plus haut citées de HEIDENHAIN, de RENAUT, etc.

Les grains se différencient en chaînettes dans l'intérieur des filaments.

Nous croyons donc pouvoir conclure que les grains de Cl. Bernard se différencient dans l'intérieur même des filaments, sont élaborés par eux, à la façon du nucléole par la chromatine. Généralement le filament se renflerait au niveau de chaque futur grain pour former une varicosité ou une granulation mate, au centre de laquelle apparaîtrait la granulation de zymogène réfringente. Entre ces renflements, les vestiges du filament, aminci, dégénéré, tendent à disparaître de bonne heure, et le chapelet s'égrène, pendant que grossissent les grains de Cl. Bernard. S'ils persistent un certain temps, on obtient par la dissociation une chaînette de perles réfringentes comme nous avons pu en isoler (*fig.* 25, *6* et *7*).

Plus tard (1900-*d*) nous arrivons à mettre mieux en évidence par la double coloration hémalun-safranine les petits grains de Cl. Bernard en formation, rouges et brillants, au centre des varicosités mates hématéiphiles des filaments. Les plus petites granulations zymogènes libres voisines sont, elles aussi, entourées d'un épais cercle bleu, reste probablement de la granulation mate.

Coloration vitale des filaments par le vert Janus.

A la même époque, un élève d'EHRLICH, MICHAËLIS (1900), venait de mettre à l'essai un nouveau réactif, le vert Janus ou safraninazodiméthylaniline, capable de colorer sur la cellule vivante (1), dans le pancréas et les glandes salivaires séreuses, non les granulations zymogènes, à la façon du rouge neutre, mais de nombreux « petits

(1) Le réactif doit être employé en solution très faible, au 40.000e, dans l'eau salée à 7 ou 8 p. 1.000, en couche mince dans un verre de montre, et au contact de l'air. La coloration demande environ une demi-heure ; les fragments doivent être très petits.

filaments ou bâtonnets », droits ou courbés, quelquefois « annulaires » (*Ringformen*), qu'il croit d'ailleurs différents des filaments basaux de SOLGER, mais qu'il considère comme identiques pourtant à ceux vus par ALTMANN et HEIDENHAIN. Il n'a pu clairement les rattacher à la sécrétion, mais tend à croire qu'il y a un lien génétique entre ces filaments et les grains de sécrétion, probablement par l'intermédiaire des anneaux [?]. La double coloration par le vert Janus et le rouge neutre montre des grains et des anneaux rouges à côté des verts. Mais l'auteur figure les anneaux plus larges que les plus gros grains.

Par cette « coloration vitale » nous retrouvons dans le pancréas des Amphibiens (1900-*d*) les filaments que nous révélait précédemment l'emploi de l'acide osmique ; ce sont donc bien pour nous les mêmes formations. Les vermicules se détachent plus nettement encore que précédemment, en vert sombre, sur le fond incolore du cytoplasme. Pourtant, ils diffèrent par quelques détails, ce qui doit tenir à ce qu'ils sont vus à l'état vivant, tandis que jusqu'ici nous ne les avions étudiés que fixés. Le filament est souvent un peu plus grêle, ses renflements mieux marqués et plus vivement colorés ; il est parfois coudé ou fortement incurvé ; enfin, on en trouve ici quelques-uns (*fig.* 25, 4 et 5), assez rares il est vrai, en X, en Y, en H, ou de forme un peu plus complexe, c'est-à-dire manifestement divisés ou même légèrement ramifiés. Les formes très courtes abondent. Les formes annulaires signalées par MICHAELIS nous paraissent très douteuses. Ces différences avec les observations par l'acide osmique sont probablement dues à un certain raidissement et à un peu de raccourcissement, peut-être à quelques brisures, qui se produiraient lors de la fixation, à la mise en relief par le colorant de portions très grêles. Les anastomoses, évidentes mais rares, quelques légers changements de forme observés, semblent témoigner d'une certaine amiboïdité qui amènerait des soudures. Par place quelques grains de Cl. Bernard sont entourés d'une coque verte, reste probablement de la granulation mate primitive (1). Les longs filaments décrits depuis longtemps par FLEMMING dans la cellule cartilagineuse nous offrent la même réaction colorée.

L'ergastoplasme n'est pas toujours filamenteux. Les formations ergastoplasmiques ou « ergastidions »

Dès 1899 (*c* et *d*), plus nettement en 1900 (*d*) nous constatons que « c'est autour des paranucleus ou au point où il vient de disparaître

(1) Ne seraient-ce pas là les *Ringformen* de MICHAELIS ? — Plus tard, avec Jouvenel, nous avons retrouvé les mêmes filaments dans les glandes salivaires ; ici, souvent ils sont tous très courts ; quelquefois le grain de sécrétion grossi porte encore sur une partie de sa périphérie un petit renflement colorable en vert, qui semble indiquer qu'il s'est développé excentriquement dans un de ces très cours bâtonnets.

disparaissent autour du paranucleus ou au point où il vient de disparaître.

qu'on voit se constituer » au sein du protoplasme, aux dépens en partie au moins des matériaux qu'il vient d'apporter, ces granulations, bâtonnets ou filaments, que nous pourrions d'un mot, puisque leur forme varie, désigner sous le nom commun d'*ergastidions* (diminutif de ἐργάστης, ouvrier), comme nous l'avons proposé en 1901 dans notre *Revue annuelle d'Anatomie* (*Revue générale des Sciences*, p. 1025), en conservant l'excellent terme d'*ergastoplasme* pour l'ensemble de la formation, l'ensemble du plasma élaborateur (1).

Ou bien les couches périphériques du paranucleus, qui sont zébrées (liq. de Zenker) de stries parallèles serrées, après s'être séparées par une sorte d'écaillement, se dissocient directement en filaments, ou bien elles gonflent simplement pour venir se mêler au cytoplasme ou y ajouter de nouvelles couches où naissent alors les ergastidions, souvent localisés en ce point en tourbillons, et qui s'élèvent de là en traînées vers la zone apicale. Les images qu'on observe plaident, tantôt en faveur de l'un, tantôt en faveur de l'autre de ces modes. Souvent la structure bacillaire apparaît dans le paranucleus même, en train de s'effacer, mais encore bien visible.

Depuis cette époque, quelques auteurs se sont encore occupés de ces formations.

Observations plus récentes de Renaut,

Renaut (1899) signale la striation marquée de la cellule pancréatique de la Salamandre, mais il a cherché en vain, à la façon d'Heidenhain, à dissocier des bâtonnets ; il signale de nouveau les files de perles formées par les grains de Cl. Bernard.

de Tschassowskow,

Tschassowskow (1901) décrit simplement à la cellule une structure fibrillaire formant feutrage serré dans la zone externe. La charpente cellulaire joue le principal rôle dans la formation des grains, et subit de ce chef des changements, mais, pas plus que le noyau, ne donne directement le zymogène. Les grains naissent dans les espaces intermédiaires de cette charpente.

de C. Schneider,

K. Camillo Schneider (1902) trouve à la base de la cellule (Salamandre) « un champ d'élaboration » (*Bildungsherd, Sekretsherd*), représenté par une masse compacte (considérée d'abord comme un *Nebenkern*) et qui tend à se fragmenter en petits grains de zymogène destinés à mûrir. Cette masse est constituée en réalité par l'accolement et le fusionnement de « fibrilles de sécrétion » (*Sekretfibrillen*), formées par l'épaississement et la différenciation de filaments protoplasmiques. L'auteur figure ses *Sekretfibrillen* à peu près telles que nous

(1) Voyez encore pour l'ergastoplasme, *Revue générale des Sciences*, 1901, p. 1022.

voyons les filaments ergastoplasmiques. Les petits grains qu'il représente au voisinage du *Bildungsherd* sont très probablement ces fibrilles en voie de développement, encore punctiformes.

LAUNOY (1903-*a*), dans les glandes multiples qu'il étudie, retrouve l'ergastoplasme sous des formes diverses. Dans les glandes gastriques (de la Vipère particulièrement), « le caryozymogène (prozymogène de certains auteurs) », qui n'est pas le ferment, mais représente l'apport nucléaire d'éléments nécessaires à son élaboration, est excrété sous forme de grains, et aussi sous forme soluble, secondairement figurée : c'est alors l'ergastoplasme ou « *caryozymogène ergastoplasmique* ». Les filaments se réduisent parfois en granulations de caryozymogène qui perdent leurs affinités chromatiques et disparaissent; car le grain de « prozymase » qui se formera plus tard au pôle apical en diffère totalement ; il résulte du travail élaborateur du cytoplasme chargé de chromatine grâce aux apports nucléaires, mais il ne dérive pas directement du caryozymogène, qu'il soit granuleux ou ergastoplasmique.

Dans les glandes salivaires (Couleuvre), LAUNOY décrit l'ergastoplasme au premier stade d'activité sous forme d'une calotte coiffant le pôle inférieur du noyau, et plus tard sous la forme vaguement filamenteuse. Ailleurs, dans les cellules à venin de la Scolopendre, dans l'hépato-pancréas des Crustacés (1), il décrit fréquemment un ergastoplasme représenté par une poussière ou des mottes chromatiques plus ou moins irrégulières. Il semble par conséquent vouloir le confondre avec le paranucleus, toutes les fois que celui-ci n'est pas nettement un nucléole (pyrénosome) sorti du noyau. Il conclut que dans les glandes à enzyme « l'ergastoplasme est une formation dont la dualité d'origine est évidente », à la fois protoplasmique et nucléaire ; c'est une des formes les plus nettes sous lesquelles se présente le cytoplasme chargé de chromatine. de LAUNOY

Dans la cellule pancréatique (1903-*b*, 1904-*a*), étudiée jusqu'ici dans de trop brèves notes seulement, LAUNOY paraît admettre l'émission, relativement peu fréquente, de « pyrénosomes » ; il trouve l'ergastoplasme à la base, bien marqué pendant la sécrétion, à l'état

(1) Puisque nous sommes amené ici à parler de l'hépato-pancréas des Crustacés, rappelons les recherches de PRENANT (1897, 1904), de MAZIARSKI (1904), qui ont montré chez les Isopodes la présence de prolongements du noyau allant s'effilocher en traînées dans le cytoplasme basal de la cellule (analogues à ceux décrits par KORSCHELT dans l'ovule du Dytique). Ces prolongements sont, d'après PRENANT, l'expression « d'un mouvement nutritif nucléipète », évidemment en rapport avec la sécrétion. C'est encore un fait non négligeable à l'appui de la collaboration du noyau à l'acte sécrétoire.

filamenteux ou diffus. Il s'attache en somme peu ici à ce côté de la question, cherchant surtout à mettre en relief les phénomènes de variation de chromaticité et d'exosmose du noyau, qui lui paraissent capitaux, « la pléthore pyrénoïque » (multiplication des nucléoles), puis les nombreuses amitoses, sur la signification desquelles il réserve son opinion.

Nous ne pouvons suivre en détail ici tous les auteurs qui ont retrouvé et décrit, au cours de ces dernières années, l'ergastoplasme dans les cellules les plus diverses, sécrétantes ou autres ; nous nous limiterons donc à la cellule pancréatique, sauf les cas précédemment cités, et qui ne pouvaient être passés sous silence (1).

Résumé et critique. La présence de l'ergastoplasme est un fait acquis.

Résumé et critique. — Essayons maintenant de résumer brièvement ces données.

La *présence* de filaments ou bâtonnets plus ou moins courts (quelquefois punctiformes) dans la cellule pancréatique, et particulièrement à sa base, est un fait acquis et très généralement admis ; il nous paraît indiscutable maintenant que ces filaments ont été mis en relief par une « coloration vitale », le vert Janus (Michaelis ; Laguesse, 1900), sur la cellule vivante où l'état strié avait été vérifié depuis longtemps déjà (Kühne et Lea, 1882).

Ces observations, l'isolement par la dissociation au bichromate d'ammoniaque (Heidenhain), à l'acide osmique (Laguesse), montrent en outre qu'il s'agit bien de filaments et non de lamelles, comme l'admet Zimmermann. Pourtant ils peuvent en effet se grouper par strates, et cela se comprend, puisqu'ils proviennent directement ou indirectement des lamelles exfoliées du paranucleus. Mais il existe ici une cause de confusion. Dans les fixations par l'acide osmique, nous avons observé fréquemment, chez diverses espèces, que tout le protoplasme basal se décompose, se craquelle en lamelles concentriques autour des paranuclei ou du noyau : ce qui semble indiquer une origine paranucléaire partielle ou totale de ce protoplasme. Or, il ne faut pas confondre ces lamelles protoplasmiques, non visibles et non colo-

(1) Rappelons simplement : Hans Held (*Arch. f. mikr. Anat.*, 1899), qui dans les glandes salivaires retrouve les « filaments végétatifs d'Altmann », mais n'admet pas qu'ils représentent un stade dans la formation de la sécrétion, Bensley, Théohari, Cade, déjà cités (estomac), W. Carlier (estomac), Théohari (rein). Avec ces derniers auteurs, le concept tend souvent à perdre de sa netteté ; ainsi, pour Bensley, l'ergastoplasme n'est qu'une masse vaguement striée ; Cade emploie le terme comme synonyme de zone basale de la cellule en bloc, pourvu que celle-ci soit vaguement striée ; Zimmermann (1898) (glande lacrymale, estomac) y voit des lamelles comme dans le pancréas. Voir Prenant (1898, 1899) pour des données bibliographiques plus étendues.

rables par le vert Janus sur le vivant, peu colorables par l'hématoxyline au fer après fixation, avec les filaments que par ce dernier réactif on aperçoit vivement colorés et plus minces dans leur épaisseur même. Sur les pièces incomplètement fixées la distinction devient difficile; et les filaments, sur certains objets surtout, ont davantage, de ce fait, la tendance à se disposer par strates. Quant aux massettes, ou mottes vues par GIANNELLI, GARNIER, LAUNOY... dans d'autres objets, nous ne les avons pas rencontrées dans les cellules pancréatiques bien fixées. Nous n'avons vu que de très petits corpuscules, arrondis ou anguleux, souvent en virgule, qui sont destinés à rester tels, ou le plus souvent représentent pour nous la forme primitive des bâtonnets. Nous ne voulons aucunement nier pourtant que l'ergastoplasme ne puisse exister ailleurs sous des aspects différents ; et c'est précisément pour disposer d'un nom applicable à ces différentes formes, auxquelles celui de filament (basal, ergastoplasmique, prézymogène) est loin de convenir toujours, que nous avons proposé le terme *ergastidion*.

Sa nature est discutée. Pour la plupart des auteurs c'est une différenciation protoplasmique, mais qu'ils rattachent à leur conception de la structure du protoplasme.

La *nature* de ces formations est plus discutable. Pour ALTMANN, ce sont les granules de constitution du protoplasme (bioblastes) étirés, allongés. Nous sommes obligé d'admettre que beaucoup d'entre elles apparaissent en effet sous forme de granules ou corpuscules et s'allongent ; mais nous ne pouvons attribuer aux *granules* en général la même valeur qu'ALTMANN, et admettre sa théorie structurale du protoplasme. EBERTH et MÜLLER, MOURET, SOLGER partent au contraire évidemment de la théorie filaire du protoplasme donnée par Flemming, et le dernier l'affirme nettement quand il dit que ce sont des portions spécialement différenciées de la « masse filaire. » MATHEWS semble l'admettre encore, mais pour la base seulement, et ne serre pas de près la théorie, puisque pour lui, semble-t-il, la substance tout entière du cytoplasme basal est filamenteuse, la masse filaire seule persiste. GARNIER et BOUIN se rattachent à la théorie réticulaire du protoplasme : leurs filaments élaborateurs sont des travées du réticulum protoplasmique épaissies, plus ou moins dégagées, rompant leurs anastomoses, mais restant en continuité avec ce réseau par un bout au moins. Ainsi, la façon de voir l'ergastoplame dépend un peu pour chacun de la bannière sous laquelle il s'est rangé, des principes qu'il a acceptés à propos de la structure générale de la matière vivante. Pour notre part, ces principes ne sauraient nous influencer, car nous ne sommes inféodé à aucune théorie en ce qui concerne la structure du cytoplasme. Nous en avons vu de très divers, et nous croyons, un peu à la façon de KŒLLIKER, d'HENNEGUY, etc..., qu'il peut être très diversement

structuré (1), mais le plus souvent nous n'y voyons, essentiellement et originellement, qu'une masse homogène, contenant généralement un plus ou moins grand nombre de fines granulations ou microsomes, et souvent aussi de fines vacuoles. Ces vacuoles peuvent se multiplier, et donner l'aspect alvéolaire. D'autres fois des grains plus gros, des filaments, peuvent se différencier, mais quand une fonction spéciale l'exige; ces filaments pouvant rester indépendants ou s'anastomoser en réseau, d'où l'aspect filaire ou réticulé. Pour admettre la structure filaire du protoplasme, FLEMMING est parti notamment de l'observation de la cellule cartilagineuse vivante. Or, nous retrouvons facilement sur le vivant des figures analogues à celle qu'il a dessinée (*Zellsubstanz*... 1882), plus facilement encore par le vert Janus. Mais qu'y voyons-nous ? Souvent une dizaine seulement de filaments allongés semblables à l'ergastoplasme de la cellule sécrétante, ayant probablement des propriétés analogues, et entre eux de larges plages de la substance homogène ou finement granuleuse, qui là, comme souvent ailleurs, nous semble représenter le protoplasme indifférencié. Nous ne croyons pas qu'il y ait lieu de conclure de là à la structure filaire de tout le cytoplasme de la cellule cartilagineuse.

D'autre part, comme l'a fait remarquer depuis longtemps ARNOLD, quand dans une masse homogène semi-fluide existent des enclaves d'un certain volume, ces enclaves s'y creusent des logettes qui épousent leur forme. Mais l'ensemble de ces logettes ne représente qu'une disposition architecturale de la substance contenante, et ne permet aucunement de préjudicier de sa véritable structure propre (2). Dans la zone apicale, ces enclaves sont représentées par les grains de sécrétion qui en grossissant deviennent de plus en plus serrés, ne laissant persister entre deux voisins qu'une mince lame protoplasmique, et réduisant l'ensemble du protoplasme à un complexus d'alvéoles contenant chacun un grain. Les enclaves donnent secondairement au corps cel-

(1) PRENANT, dans son récent *Traité d'Histologie* (1904), se rallie aussi à ces idées et admet la diversité des « structures fonctionnelles ». Nous avons déjà exposé maintes fois cette manière de voir, notamment in *Revue générale des sciences* (1899, p. 871) et en 1899-*d*.

(2) Nous tendons aujourd'hui à admettre qu'on peut considérer la plupart des vacuoles fermées ou des mailles communicantes, si petites soient-elles, comme contenant une véritable *enclave*, produit de sécrétion, d'absorption, de déchet ou de réserve, comme n'ayant rien à faire par conséquent avec la structure propre du protoplasme, et comme représentant des dispositions architecturales. Les travées séparantes seules seraient véritablement cytoplasmiques. D'autres, celles qui constituent par exemple le spongioplasme de la cellule épithéliale de l'intestin du Cloporte, seraient au contraire des différenciations de ce cytoplasme, des filaments de charpente plus solide, plus ou moins chitineux peut-être, formés par lui. Beaucoup de microsomes doivent être aussi des enclaves.

lulaire, en ce point, une *architecture* alvéolaire; mais ce n'est pas de la *structure* alvéolaire, comme l'admet MATHEWS. Chacune des cloisons peut très bien être constituée, comme le reste du corps cellulaire, d'un cytoplasme homogène ou finement granuleux; d'autres diraient d'un cytoplasme filamenteux, réticulaire ou alvéolaire. En tout cas, il existe dans cette zone apicale de véritables alvéoles, et non simplement les mailles d'un réseau, comme le décrit et figure CH. GARNIER dans les glandes salivaires (1). Or, c'est là seulement où il y a des grains (encore existants ou dissous) que cet auteur figure un réseau net. Dire, comme il le fait, que les filaments ergastoplasmiques se continuent avec le réseau, cela revient à dire simplement, en somme, que les filament peuvent s'insinuer jusque dans les lames protoplasmiques formant cloisons entre grains voisins.

Nous ne pouvons donc, avec les auteurs cités, rattacher l'ergastoplasme à une structure filamenteuse ou réticulaire d'un protoplasme (2) dont les travées se seraient épaissies. D'autre part, nous ne le voyons pas sous la même forme qu'EBERTH et MÜLLER, MOURET, GARNIER, MATHEWS, LAUNOY, qui dessinent le plus souvent une structure filamenteuse un peu vague, ou des filaments flous, mal limités. Nous croyons que les fixations employées par ces auteurs ne leur ont pas montré le filament pur, mais ont coagulé le protoplasme sous cette forme filaire un peu vague, autour de filaments plus nets ayant seuls une existence réelle pendant la vie. Ceux figurés par MATHEWS sont quelquefois mieux limités, mais alors trop longs, trop réguliers, trop nombreux, et évidemment schématisés. Au contraire ceux que nous voyons sont vivement colorés, mais fins, assez réguliers (mises à part les varicosités qui n'existent que sur un certain nombre), et surtout nettement limités. Ils se superposent assez exactement à ceux qu'ont décrits et dessinés ALTMANN d'abord, puis ERIK MÜLLER et MICHAELIS (3). Et il se trouve précisément que MICHAELIS ne s'appuie sur aucune théorie de la structure du protoplasme, qu'ERIK MÜLLER dit expressément qu'il n'a jamais pu constater la présence

(1) Nous nous sommes assuré (LAGUESSE et JOUVENEL, 1899) que dans la parotide ce sont bien également des alvéoles, contenant chacun un grain.

(2) Nous ne nions pas que cette structure puisse exister; nous disons seulement que, dans ces éléments au moins, nous n'avons jamais pu la constater, ni sur le vivant, ni avec des fixations sûres, et que personne ne nous a donné jusqu'ici des preuves convaincantes de son existence. Seules, les formes assez rares de filaments ramifiés et parfois anastomosés que nous montre le vert Janus sur le vivant pourraient être interprétées en faveur d'un réseau, et il y aurait certainement à continuer les recherches dans cette direction. Mais ces formes peuvent très bien se comprendre comme des soudures secondaires de filaments d'abord libres.

(3) Et aussi dans les gl. peptiques (THÉOHARI).

d'une charpente réticulaire ou filamenteuse, qu'ALTMANN fait les mêmes déclarations et part de ces constatations pour appuyer sa théorie granulaire : le filament venant pour lui d'un grain allongé, et se dissociant finalement en grains. Nous nous rapprochons encore d'ALTMANN sur le premier point, puisque nous admettons que, souvent au moins, le filament apparaît d'abord sous la forme de grain ou de très court bâtonnet. Nous dirons simplement, pour conclure, que les *ergastidions* sont des particules de protoplasme élaborateur, spécialement différenciées au sein de la masse cytoplasmique homogène ou finement granulée sous une figure précise, celle, le plus souvent, de courts filaments, vermicules ou bâtonnets bien limités.

Son principal caractère : basophilie relative.

En ce qui concerne leurs autres *caractères*, leur affinité pour les colorants est bien spécifique, comme l'ont montré déjà EBERTH et MÜLLER, puis surtout ALTMANN. GARNIER et BOUIN ont précisé ce caractère par l'emploi de colorants plus nettement basiques, tels que le violet de gentiane associé à la safranine; ils ont bien mis en relief ce qu'ils appellent la « basophilie » des filaments, et en ont fait avec raison le point de départ de leur théorie. Toutes nos constatations viennent à l'appui. Pourtant il faut ajouter de suite que cette basophilie n'est que relative. Dans la coloration safranine-gentiane, le filament retient le violet un peu plus longtemps que le fond du cytoplasme, mais il suffit de bien peu de chose pour le décolorer. MATHEWS fait de même observer que par le mélange de Biondi, le filament, s'il ne se teint pas en rouge pur comme le cytoplasme voisin, ne se teint qu'en rouge mêlé de vert, et non en vert.

Pour la plupart des auteurs il a un rôle dans la sécrétion, mais différemment compris.

En ce qui concerne le *rôle* et la *destinée* des formations ergastoplasmiques, la plupart des auteurs qui en ont fait une étude spéciale croient à leur intervention dans le processus sécrétoire. Mais les premiers auteurs (EBERTH et MÜLLER), constatant leur diminution à certains stades, croient simplement à un rapport encore très mal défini avec ce processus. SOLGER se prononce encore moins. ERIK MÜLLER estime simplement qu'elles ont un rôle dans la sécrétion, sans pouvoir déterminer lequel; GIANNELLI pense que ses massettes doivent intervenir dans la formation des grains; MICHAELIS le pense aussi pour ses filaments, mais ne peut dire comment, peut-être par l'intermédiaire des formes en anneau. Parmi les auteurs qui ont poussé plus loin l'étude de l'ergastoplame, c'est ALTMANN qui le premier le fait nettement intervenir dans la fabrication des grains de sécrétion, bientôt suivi par MOURET, puis par GARNIER, LAGUESSE, MATHEWS, LAUNOY. Mais entre ces auteurs existent encore bien des divergences.

Les grains en dérivent.

Pour ALTMANN, MOURET, le filament se désagrège, s'égrène simplement pour former les grains : directement pour le premier (1), après s'être enroulé en corpuscule paranucléaire pour le second. C'est là un rôle un peu passif que nous ne pouvons admettre. Pour MATHEWS la passivité va plus loin encore : c'est nettement un processus de désagrégation donnant directement des grains ou du cytoplasme transformable en grains (2).

Pour LAUNOY encore, l'ergastoplasme semble être plutôt un intermédiaire, accumulant et transportant certaines substances dissoutes du noyau au cytoplasme, qu'un organe réellement actif; il finit par se dissoudre, et les grains apparaissent loin de lui. C'est seulement avec GARNIER et BOUIN qu'apparaît le concept d'une substance réellement élaboratrice, et méritant bien le nom d'ergastoplasme qu'ils lui ont donné. Mais ici encore nous nous séparerons de GARNIER sur un point de détail. Le grain de sécrétion ne naît pas fatalement pour lui dans le filament même, mais dans des travées quelconques du reticulum protoplasmique, où la substance remaniée par le filament diffuse facilement grâce à la continuité persistante entre les deux, et il tombe de là, pour grossir, dans une maille. Nous croyons au contraire pouvoir dire que, dans le pancréas, chaque grain naît dans l'épaisseur même du filament, généralement au centre d'une varicosité plus ou moins marquée, ou bien dans des grains mats isolés provenant de l'égrènement de ces varicosités. C'est du moins là que nous conduisent les observations rapportées plus haut, et qu'il faudra évidemment reprendre.

C'est un phénomène d'élaboration active.

Origine. — Sur l'origine première des filaments, mêmes contestations. Une fois formés, ils appartiennent au cytoplasme : tout le monde l'admet; mais d'où proviennent-ils? Pour EBERTH et MÜLLER, il semble bien qu'ils se soient formés sur place. Pour ALTMANN, c'est sûr : ce sont les grains élémentaires de cytoplasme transformés; pour MOURET, SOLGER, ce sont des filaments, pour GIANNELLI, des blocs du même protoplasme plus ou moins différenciés. C'est à peu près simultanément et indépendamment GARNIER et BOUIN, LAGUESSE, MATHEWS qui les ont rapprochés du noyau, bientôt suivis par LAUNOY. Mais parmi ces auteurs, un seul, MATHEWS, les fait provenir directement de ce

L'origine de l'ergastoplasme est différemment comprise :

Pour les uns, il naît du cytoplasme;

Pour les autres, du noyau ou des deux à la fois.

(1) THÉOHARI (*Arch. d'An. micr.*, t. III, 1899-1900), dans les cellules peptiques, décrit de même la décomposition de ses « filaments basophiles » en un chapelet de fines granulations neutrophiles, destinées en grossissant à constituer les grains.

(2) Quelques phrases semblent admettre exclusivement le premier procédé, d'autres exclusivement le second.

noyau, comme des sortes de végétations prenant naissance dans sa chromatine périphérique, en émanant directement, et avec eux tout le cytoplasme, auquel ils donnent naissance par désagrégation. Jamais nous n'avons rien vu de tel. Les autres auteurs font au contraire apparaître les filaments en plein cytoplasme, mais généralement aux environs du noyau, qui contribue plus ou moins directement à leur formation par un apport de substance. Ils seraient donc constitués à la fois d'éléments d'origine protoplasmique et d'éléments d'origine nucléaire : mélange nécessaire au processus définitif d'élaboration. Pour Garnier, pour Launoy, les substances nucléaires sont arrivées par diffusion, après dissolution d'une partie de la chromatine plus ou moins transformée dans le suc nucléaire. Pour le premier cette diffusion serait souvent aidée par ce fait que les filaments vont secondairement s'insérer en s'irradiant sur le noyau, comme pour y drainer le liquide.

Il provient indirectement du noyau par l'intermédiaire du paranucleus, qui apporte au cytoplasme des matériaux nouveaux.

Ici encore nous différons de ces auteurs : nous interposons, généralement au moins, comme intermédiaire entre le noyau et l'ergastoplasme le *paranucleus*. Comme on l'a vu plus haut, Eberth et Müller, Mouret, Garnier et Bouin, Mathews voient toujours ou surtout dans les paranuclei des filaments ergastoplasmiques enroulés, plus ou moins fusionnés. Le filament est pour eux l'origine du paranucleus. Il est fort possible que des restes filamenteux subissent chez les végétaux ou dans d'autres cellules la sorte de gélification suivie de fonte signalée par les frères Bouin ; nous n'avons pas d'observation sur ce sujet, et nous nous garderons bien de généraliser. Mais, en ce qui concerne la cellule pancréatique, nous pouvons affirmer que c'est absolument l'inverse qui se produit. C'est après la dissolution des paranuclei que les ergastidions apparaissent abondants, et assez généralement en tourbillons ou en traînées (1), au point même où les premiers viennent de disparaître (souvent déjà farcis de très courts bâtonnets à leur dernier stade). Le paranucleus est donc l'intermédiaire qui apporte au cytoplasme les produits nucléaires déjà transformés. Au delà, il nous est difficile d'être plus précis. Il est vraisemblable que l'ergastidion est une particule spécifiquement différenciée dans le protoplasme modifié grâce aux substances apportées par la dissolution du paranucleus et dont elle

(1) Les filaments en train de se tasser et de s'enrouler pour former des paranuclei, tels que les décrivent Eberth et Müller, Mouret, Mathews, Garnier même, sont donc au contraire des filaments en train de se dérouler, et plus souvent encore, des lamelles exfoliées du paranucleus, qu'on a confondues avec des filaments, mais qui n'en ont pas les réactions et notamment ne se colorent point ou à peine par le vert Janus.

s'est chargée, d'où sa basophilie toute relative. Mais il est fort possible aussi qu'il dérive directement du paranucleus dissocié totalement en ergastidions ou partiellement en protoplasme nouveau. Dans ce cas, son origine première serait plutôt dans le noyau que dans le cytoplasme, ou plutôt le dualisme résiderait seulement dans ce fait que le paranucleus d'origine nucléaire, d'abord très petit, s'est engraissé, agrandi peu à peu aux dépens du cytoplasme ou de matériaux préparés par lui. Enfin, la question se simplifie si, comme on serait tenté de le croire, tout le protoplasme est d'origine nucléaire, c'est-à-dire si, au cours de la sécrétion, la substance cytoplasmique usée est sans cesse remplacée par des couches lamelleuses provenant du parasome ou directement de la périphérie du noyau, couches susceptibles de s'épaissir et de se modifier par hydratation et par assimilation directe (1).

Il peut émaner directement du noyau sans l'intermédiaire du paranucleus.

Nous nous rapprochons en effet de GARNIER par un autre côté. Nous avons signalé (1900-*d*) que « des amas feuilletés de lamelles du même genre [que les lamelles périphériques du paranucleus] semblent pouvoir aussi émaner directement de la périphérie du noyau », par conséquent qu'une formation d'ergastoplasme peut avoir lieu, d'une façon plus raccourcie, plus directe, à la surface même du noyau. Les matériaux qui s'en séparent ailleurs sous forme de bourgeon, ou sous forme de nucléole émigré, s'en sépareraient ici en surface, au contact et sous l'action de la chromatine superficielle plus ou moins métamorphosée. Et toute une série d'observations de GARNIER nous confirment dans cette idée. Nous avons vu qu'il insiste notamment sur la présence de nombreuses amitoses limitées au noyau; et récemment LAUNOY est revenu sur l'importance de ce processus. Or, rappelons que depuis longtemps PLATNER (1886) a décrit chez l'Orvet une division du noyau par une cloison en deux parties, dont l'une plus petite se transforme en paranucleus. C'est, dit-il, une « sorte de *division nucléaire directe*, dans un but non d'accroissement, mais de désagrégation des parties séparées » (1). C'est de la même façon que nous avons compris les faits analogues que nous décrivions en 1893 chez la Truite. Et si, chez la Salamandre, comme

La formation du paranucleus n'est qu'une sorte d'amitose nucléaire inégale.

(1) Il y a lieu de se demander encore si les couches lamelleuses du parasome ne se sont pas formées tout d'abord aux dépens de portions cytoplasmiques condensées et modifiées au contact d'une portion centrale qui serait seule d'origine nucléaire. C'est la théorie à laquelle semble se rallier de préférence VAN DER STRICHT (1904, *Arch. de Biologie*) en d'autres cellules (ovule), dans l'analyse du corpuscule vitellin de Balbiani. Si ce corpuscule ne semble pas être une formation identique, du moins il s'en rapproche à bien des égards.

(2) *Eine Art von directer Kerntheilung, aber nicht zum Zweck der Vermehrung, sondern des Zerfalls der abgetrennten Theile.*

PLATNER, nous trouvons le plus souvent que cette division est encore plus inégale et revêt de ce fait (l'étranglement étant aussi plus marqué). l'aspect d'un bourgeonnement, nous avons pris soin de faire remarquer que la portion plus petite séparée par étranglement contient tous les éléments constitutifs du noyau. C'était dire qu'il y a là une sorte d'*amitose inégale ;* et nous devons d'autant plus nous en tenir à cette interprétation que nous avons trouvé assez souvent dans le pancréas de la Salamandre, à côté du noyau, un gros paranucleus pouvant égaler ou dépasser la moitié de son volume, récemment détaché, arrondi, et offrant tous les caractères d'un véritable petit noyau (avec réseau de linine et suc nucléaire clair), dont il différait seulement par l'hypertrophie de son nucléole aux dépens de la chromatine presque disparue, et la présence autour de lui d'un assez grand nombre de lamelles et filaments concentriques en train de s'en écarter et de s'éparpiller [fig. 21, nos 13, 14, 15]. Ces formes de transition nous montrent que le paranucleus peut se détacher à l'état de véritable petit noyau. né par une amitose inégale, et spécialisé pour une différenciation superficielle en lamelles et filaments : différenciation qui pouvait exister déjà, quoique bien moins marquée, à la surface du noyau principal.

Formes de transition entre l'amitose et la paranucléose.

Mais ces formes, accidentelles ici, nous les retrouvons bien plus nombreuses chez les Mammifères. En effet, chez le Chien, nous avons vu en 1901 (1), dans le pancréas, les *amitoses nucléaires* (2) signalées par GARNIER dans les glandes salivaires, et rencontrées depuis si nombreuses par LAUNOY dans le même pancréas. Comme GARNIER, nous voyons l'un des nouveaux noyaux subir souvent une dégénérescence marquée. Ici, il s'efface en se colorant en masse à la façon d'une sorte de paranucleus dont il joue vraisemblablement le rôle ; autour de lui le protoplasme est feuilleté. Ces formations sont plus fugaces et plus rares que chez les Vertébrés inférieurs; on les trouve surtout abondantes après l'action de la pilocarpine; les deux noyaux sont souvent sensiblement égaux, persistent assez longtemps à côté l'un de l'autre, et quand la transformation de l'un d'eux survient, elle paraît être rapide. Ces faits sont évidemment à reprendre, mais ils semblent bien mettre sur la voie de la véritable interprétation.

Fréquence d'amitoses spéciales chez les Mammifères; elles paraissent représenter l'équivalent de la formation d'un paranucleus; même dégénérescence d'une des parties.

Nous devons, pour terminer, rappeler que certains auteurs ont décrit dans d'autres cellules des granulations ou filaments auxquels ils

Formations à rapprocher de l'ergastoplasme.

(1) Non publié, au cours de nos expériences avec M. WERTHEIMER, et principalement après l'action de la pilocarpine.

(2) Nous croyons absolument indispensable l'adjonction de cette épithète, indiquant que la division directe est strictement limitée au noyau, et qu'il ne s'agit pas d'une amitose véritable, c'est-à-dire d'une division cellulaire.

attachent une haute importance fonctionnelle, et nous demander s'il n'existe pas un lien entre ces formations et l'ergastoplasme : nous voulons parler des *Plasmosomes* d'Arnold, des *Mitochondries* de Benda, des *Chromidies* de R. Hertwig.

« Plasmosomes » d'Arnold.

Arnold (*Arch. f. mik. Anat.*, 1898, p. 134) dissocie après un séjour dans la solution iodo-iodurée (leucocytes, moelle osseuse, cellule épithéliale), et arrive à isoler dans le cytoplasme des corpuscules, généralement allongés, contenant des séries de granules, et qu'il appelle *plasmosomes* (1). Ils seraient capables de s'unir entre eux par des filaments plus ou moins fins. Certains d'entre eux se rapprochent évidemment des *ergastidions* que nous voyons dans la cellule pancréatique par le vert Janus, et Arnold les colore sur le vivant par le rouge neutre ou le bleu de méthylène. Mais leurs réactions, leurs caractères, ne sont pas encore très-nettement établis; et il est difficile de savoir à quoi ils correspondent exactement sur les coupes après fixation. Le plasmosome existerait dans la plupart des cellules ; il représenterait une parcelle de protoplasme, ou plastide, individualisée pour l'élaboration. Il y a là évidemment une conception très voisine de celle de l'ergastoplasme, mais qui jusqu'ici ne semble pas s'y relier avec une netteté absolue. Il reste douteux que le plasmosome soit identique à l'ergastidion : le premier se colore par le rouge neutre, tandis que le second prend le vert Janus et laisse le rouge neutre au grain de Cl. Bernard, si l'on fait la double coloration.

« Mitochondries » de Benda.

Benda (1898) (2), par une méthode de coloration spéciale à l'alizarine et au violet-cristal, est arrivé à teindre très vivement et d'une façon élective sur le fond cytoplasmique certaines granulations spéciales de ce cytoplasme qu'il considère comme contenues dans l'épaisseur même des filaments de sa trame. Il les trouva d'abord dans les spermatozoïdes en voie d'achèvement, où ce sont elles qui, se tassant autour du filament axile du segment intermédiaire, s'ordonnant en série linaire et se fusionnant, forment le filament spiral qui représente l'enveloppe de ce segment chez les Mammifères. Il les retrouva ensuite dans les autres cellules de l'épithélium séminal, puis dans de nombreuses variétés cellulaires, musculaires et épithéliales notamment: il les appela *mitochondries*. Elles se réunissent souvent en chaînettes de grains ou *chondriomites*. Pour Benda, c'est une variété de cytomi-

(1) Quatrième acception de ce terme.

(2) Benda, *Enstehung der Spiralfaser... Verhandl. der anat. Gesell.*, t XII, Kiel, 1898; — *Verhandl. der physiol. Gesellsch. zu Berlin*, 1897 et 1899; — *Ergebnisse der Anatomie...* t. XII, 1903, etc.

crosomes hautement différenciés, véritables organes individualisés de la cellule animale. Il y rapporte notamment les bâtonnets de la cellule rénale. Cela semble les rapprocher de l'ergastoplasme. Et VAN DER STRICHT par exemple, qui les retrouve dans l'ovule immédiatement avant la différenciation du deutoplasme, n'hésite pas à faire ce rapprochement et à ranger l'ergastoplasme (déjà décrit, on s'en souvient, par BOUIN dans l'oocyte), parmi les « formations mitochondriales ». PRENANT (1898-1899), PRENANT et BOUIN, dans leur *Traité d'Histologie* (1904), y voient aussi des formations de protoplasme supérieur, « apparentées, ou même identiques aux filaments ergastoplasmiques ». Mais BENDA résiste, et prétend ne désigner sous le nom de *mitochondries* et *chondriomites* que les grains et filaments colorés par sa méthode, et qui seuls représenteraient de véritables éléments spécifiques et constants de la cellule. C'est évidemment son droit; et il faudra essayer sa méthode sur l'ergastoplasme pancréatique, avant d'affirmer qu'il y a identité (1). Mais si cette identité existe, et si la mitochondrie se montre partout élaboratrice, ne sera-ce pas elle qui devra venir se ranger parmi les « formations ergastoplasmiques »? (2).

« Chromidies » de R. HERTWIG.

La *chromidie* de RICHARD HERTWIG (3) est encore une granulation chromatique intraprotoplasmique, que l'auteur a découverte chez les Protozoaires, mais qu'il retrouve dans les cellules des Métazoaires. L'ensemble des chromidies ou *système chromidial* continuerait à jouer au sein du protoplasme le même rôle directeur que le noyau. Il existerait seul chez les Bactéries, dont il représenterait le noyau diffus. GOLDSCHMIDT (*Biolog. Centralblatt*, t. XXIV), n'hésite pas à ranger parmi les chromidies, les mitochondries de BENDA, les pseudochromosomes, etc. Ce seraient elles qui tiendraient sous leur dépendance l'activité fonctionnelle des tissus. Laissons aux futurs chercheurs le soin de mettre chacun en sa place parmi ces nombreux concurrents à un rôle prédominant dans le cytoplasme; et restons provisoirement, en ce qui concerne la cellule pancréatique, à l'ergastoplasme tel que nous le révèlent de nombreuses observations apportées de divers côtés.

Ce nom nous paraît être le meilleur à conserver parmi ceux qui ont

(1) P. BOUIN (1905) vient d'essayer la méthode de BENDA sur la sous maxillaire et la parotide : les filaments basaux prennent la coloration spécifique exigée ; les termes ergastoplasme et mitochondries organisées en chondriomites désignent donc ici des formations identiques. Il en est de même dans les cellules sexuelles (BOUIN).

(2) Voyez PRENANT (1898-1899), p. 434. — Il y a ici non seulement une question de priorité de terme, mais surtout une question de définition : la mitochondrie est restée longtemps quelque chose d'imprécis au point de vue fonctionnel ; au contraire, le rôle élaborateur spécifique de l'ergastoplasme a été soutenu d'emblée par l'école de Nancy ; en outre, le terme mitochondrie suppose prouvée la structure filaire du protoplasme.

(3) *Archiv für Protistenkunde*, t. I, 1902, et *Biologisches Centralblatt*, t. XXIII, 1903.

été employés pour ces formations de la cellule pancréatique, parce qu'il précise le rôle élaborateur. Tous les termes où l'on trouve le mot filament ont le défaut de ne pas s'appliquer à toutes les formes d'ergastoplasme. Les appellerions-nous « végétatifs » avec ALTMANN? mais c'est bien peu expressif ; « basaux » avec SOLGER? mais bien que la majorité d'entre eux le soient, ils sont loin de l'être toujours ; « prézymogènes » avec MOURET ? mais cela éveille l'idée d'un simple préstade du ferment (prozymogène diffus de MACALLUM) et non un rôle élaborateur actif que traduit seule la première expression.

Résumé du rôle du noyau dans la sécrétion.

Rôle général du noyau et de ses dérivés dans la sécrétion. — La question du paranucleus et celle de l'ergastoplasme nous ont ramené sans cesse à la question du rôle du noyau dans la sécrétion. Il est encore impossible à l'heure actuelle, avec les observations encore peu abondantes dont on dispose, avec les divergences entre certaines de ces observations et surtout entre les interprétations, de préciser exactement ce rôle. Mais quelques phénomènes nous paraissent bien établis. En premier lieu, ce sont les variations évidentes de la chromatine, variations qui peuvent porter sur sa chromaticité (basophilie tendant à diminuer), sur sa quantité (qui tend à augmenter), sur les transformations qui l'utilisent alors, en métamorphosant une partie en substance nucléolaire, l'autre parfois en substance diffuse qui vient colorer le suc nucléaire. Toutes ces transformations se traduisent finalement, pour les divers auteurs : soit par la sortie de grains (GALEOTTI), ou la germination directe de filaments solides qui poussent dans le cytoplasme et viennent le renouveler (MATHEWS), soit par excrétion dans le même cytoplasme de suc nucléaire chargé de chromatine plus ou moins transformée (GARNIER, LAUNOY, etc.), soit enfin par l'apport direct de nouvelles couches lamelleuses, ou par la formation d'un corpuscule paranucléaire, constitué par une substance spéciale qui est aussi distincte par ses réactions de la chromatine que du cytoplasme, et destinée à se dissoudre ou dissocier dans ce dernier ou simplement à y ajouter de nouvelles couches. Nous ne pouvons admettre les deux premières théories soutenues d'ailleurs respectivement par GALEOTTI et MATHEWS seuls; nous ne nions aucunement la possibilité d'une excrétion nucléaire très vraisemblable, mais nous devons constater qu'elle est difficile à vérifier. Nous n'avons jamais vu, comme GARNIER, les filaments s'implanter sur le noyau pour exercer une sorte de drainage, et les ergastidions bien limités, tels que nous les voyons, sont généralement trop courts pour jouer utilement ce rôle. Nous

Variations de quantité et de qualité de la chromatine.

Excrétion nucléaire ou apport direct ou indirect (paranucleus) de matériaux nouveaux au cytoplasme.

croyons donc surtout à la participation du noyau sous la forme solide (ou semi-fluide) tantôt d'un paranucleus s'écaillant, puis se mêlant plus ou moins intimement au protoplasme, tantôt de lamelles de même genre que ces écailles, naissant plus directement à la surface du noyau ou de l'un des noyaux (après amitose nucléaire) suivant un processus variable dans le détail, univoque en son ensemble. Puis, directement ou indirectement, de ces *écailles* ou *lamelles*, qu'on peut appeler *paranucléaires* dans les deux cas, naîtrait sous forme d'ergastidions (massettes ou corpuscules punctiformes, bacillaires, filamenteux, etc.) l'ergastoplasme, élaborateur du grain de sécrétion.

Nécessité de cette contribution nucléaire pour l'élaboration.

Le fait essentiel, c'est que, malgré les divergences d'opinion, la presque totalité des récents observateurs admettent la nécessité d'un apport nucléaire au cytoplasme pour l'élaboration. L'avis général est que l'élaboration elle-même appartient en dernière analyse au cytoplasme ainsi renforcé, mélangé de substances d'origine nucléaire, ou renouvelé par elles. Pourtant l'hypothèse de MATHEWS ne laisse pas que d'être séduisante. S'il semble exagéré de rapporter avec lui à la chromatine tout le pouvoir de synthèse chimique que possède la cellule, du moins il semble bien que cette substance soit le grand moteur dans le chimisme cellulaire. Ne voyons-nous pas, dans les expériences de mérotomie (BALBIANI, *Journal de l'Anatomie*, 1889; VERWORN, *Physiologie générale*, etc.), les portions de cellules séparées du noyau continuer quelquefois à végéter, et réparer leur forme, mais être le plus souvent incapables d'un nouvel accroissement et de la formation de certains produits (chromatine, membrane nucléaire, membrane cellulosique, carapace calcaire, etc.), et présenter bientôt dans les échanges des « phénomènes de déficit » (VERWORN)? Le noyau pancréatique peut être capable, par une série d'apports successifs, de renouveler peu à peu (1), mais complètement le cytoplasme à mesure qu'il s'use du fait de son fonctionnement. Tout au moins la substance qu'il apporte à ce dernier, sous forme diffuse ou figurée, semble-t-elle nécessaire pour lui transmettre le pouvoir élaborateur en ce qui concerne le grain de Cl. Bernard. Et peut-être agit-elle en cela à la façon d'un ferment (MATHEWS). Il n'y aurait pas lieu de s'en étonner, puisqu'on tend maintenant à considérer la plupart des actes qui se passent dans le protoplasme comme des fermentations. En ce qui concerne la chromatine, on peut, avec LAUNOY, rappeler l'expérience de S. LILLIE (*Americ. Journ. of physiology*. t. VII, p. 42, 1902).

(1) MATHEWS va plus loin. Il admet en certains cas l'usure complète du protoplasme et son renouvellement en bloc par le noyau.

Cet auteur a essayé de prouver que, sur des tranches minces de tissu frais, la propriété oxydante est essentiellement localisée dans la substance nucléaire ; les oxydations atteindraient leur maximum au niveau de la surface de séparation du noyau et du cytoplasme. En effet, des mélanges de naphtol, phénol, aniline d'une part, et de paradiamidobenzène de l'autre, lui ont donné à ce niveau des matières colorantes bleues ou violettes, dont la présence semble bien caractériser une zone d'oxydation énergique.

Si nous avons insisté un peu longuement sur toutes ces questions, c'est qu'elles ont un grand intérêt d'actualité ; c'est d'autre part qu'il est difficile d'en présenter un résumé concis, tellement variées sont les façons de voir des divers auteurs. Enfin, la solution de ces problèmes intéresse non seulement l'histophysiologie du pancréas, mais au plus haut degré celle de la cellule en général.

La graisse et ses variations. — Heidenhain (1876), en montrant que les grains de Cl. Bernard ne sont pas graisseux, a fait observer qu'après l'action de la potasse ou de l'acide acétique il persiste souvent pourtant, dans la zone basale, un certain nombre de granules épars, qui noircissent complètement par l'action de l'acide osmique, et qui doivent par conséquent représenter de la graisse. On a constaté depuis qu'ils disparaissent généralement, en effet, d'autre part, dissous dans le xylène ou le chloroforme, après montage des coupes au baume. La présence de cette graisse a été maintes fois vérifiée (L., 1894-*b*). On en a retrouvé d'ailleurs dans un grand nombre d'autres cellules sécrétantes : rein primitif, Nicolas, 1891 ; — glandes salivaires, Ranvier (cours, 1887), Garnier et Bouin (*Soc. de Biologie*, 1897) (1) ; — glandes pyloriques et de Brunner, Nicolaïdès (1895) ; — glandes gastriques, Nüssbaum, Bensley (1898).

Présence de gouttelettes graisseuses dans la cellule pancréatique.

Sata (1900, Homme) en trouve dans les glandes salivaires séreuses et dans le pancréas sous forme de gouttelettes assez grosses, éparses, plus petites par le Soudan III que par l'acide osmique. Nüssbaum a déjà fait remarquer que dans les glandes gastriques de la Salamandre, elles abondent surtout soixante-douze heures après le repas.

Nous avons pu (1900-*b*) constater, dans la cellule pancréatique de la *Salamandre* (larve et adulte), des fluctuations très nettes dans la teneur en graisse. Dans les deux premiers jours qui suivent le repas,

(1) Garnier (1899) considère comme probable, dans les glandes de von Ebner de l'Homme, qu'une partie de ces granulations provienne de la transformation directe de certains grains de préferment

Variations de quantité chez la Salamandre selon l'état de jeûne ou de digestion.

l'estomac mettant généralement ce temps à se vider, on ne trouve assez régulièrement vers la base qu'une à cinq gouttelettes éparses. Du quatrième au huitième jour du jeûne un petit amas tend à se constituer à la base de la plupart des cellules, tantôt serré, tantôt lâche, et s'égrenant sur toute la largeur de l'élément. Entre le dixième et le trente-sixième jour il existe dans presque toute la largeur de la cellule, immédiatement ou presque immédiatement contre la membrane basale, une large cupule granuleuse d'un brun noir par l'acide osmique, où repose le noyau. Les gouttelettes constituantes sont de taille variable, parfois aussi volumineuses que les grains de zymogène. La cellule possède aux deux pôles opposés deux amas différents, l'un de ferment, l'autre de graisse (1). Le premier augmente du deuxième au dixième jour du jeûne environ, puis diminue, tandis que l'autre subit au contraire son maximum d'accroissement ; quelques gouttelettes apparaissent en outre disséminées jusqu'en la zone apicale. Dans quelques cas, des leucocytes ont été trouvés le long des vaisseaux, bourrés de graisse qu'ils étaient vraisemblablement venus puiser dans ces réserves. Quand survient une nouvelle digestion, la graisse disparaît assez rapidement, à moins que l'amas ne soit très volumineux. Tant que l'estomac est maintenu plein, serait-ce pendant une semaine, il n'y a point de graisse dans les cellules pancréatiques ou des traces seulement. C. Schneider (1902) signale également des gouttelettes de graisse chez la larve de Salamandre. Chez les Ophidiens tenus à jeun, nous observons des faits analogues, mais l'accumulation de la graisse est moins considérable ; quand le jeûne se prolonge au delà de quinze jours à deux mois, la graisse disparaît peu à peu.

Il semble donc que la graisse représente uniquement ici une réserve destinée à être utilisée lors d'une nouvelle sécrétion ou reprise par l'organisme en cas d'inanition prolongée. Après épuisement ou demi-épuisement physiologique, la cellule reformerait d'abord ses grains de sécrétion, puis, si le jeûne continue, si elle n'est pas appelée à une nouvelle période d'activité, le cytoplasme commencerait à accumuler des réserves moins labiles sous forme de graisse, et finirait par y employer une partie de ses grains de sécrétion résorbés. Si l'appareil digestif recommence enfin à fonctionner, cette réserve est dépensée par la cellule même ; enfin, l'inanition continuant, en cas de besoin pressant, l'organisme peut venir y puiser, par l'intermédiaire surtout de

(1) [*Fig.* 25, *s*]. L'ensemble des amas basaux encerclant le cul-de-sac d'une traînée granuleuse presque noire.

ses leucocytes. Chez le nouveau-né (Vipère particulièrement), une petite réserve de graisse se constitue également après la formation de la première charge de grains de sécrétion.

Variations chez les Mammifères.

Chez les *Mammifères*, il existe souvent aussi dans la zone basale des gouttelettes de graisse en petits amas; — nous n'avons pu suivre leurs variations aux deux stades de l'activité glandulaire.

Mais dans un travail que nous ne connaissions pas, Nicolaïdès (1899) a comblé cette lacune. Chez le Chien, examiné en digestion ou peu après, il ne trouve que peu ou point de graisse dans les glandes digestives en général (salivaires (1), gastriques, pancréas). Mais chez le même animal, à l'état de jeûne (deux à trente jours), des gouttelettes petites et grosses se développent dans ces organes. Dans le pancréas, on les trouve dans les éléments des canaux comme en ceux des acini. Pour l'auteur, la cellule, par suite de son inaction, subirait une sorte de métamorphose régressive, et transformerait son protoplasme en graisse, reprise et utilisée par l'organisme privé d'aliments. La graisse ne s'accumule que dans les organes arrêtés, et non dans ceux qui continuent à être actifs, tels que les muscles. Ceux-ci travaillent aux dépens des premiers.

Garnier, dans les salivaires, croit qu'une partie des gouttelettes graisseuses provient de la transformation directe des granulations de préferment, d'autres pouvant provenir du nucléole.

Abondance relative de la graisse chez l'Homme.

Stangl (1901), chez l'Homme, est frappé par la richesse en gouttelettes des différentes variétés cellulaires. Sur un supplicié, il en trouve de tailles variées (méthode d'Altmann) dans les deux zones de la cellule pancréatique, mais principalement dans la zone basale, où elles peuvent atteindre la grosseur du noyau. Il vérifie leur nature (voir au chapitre XII : Cellule d'îlot). La graisse manque d'abord chez l'embryon humain, n'apparaît que chez le fœtus âgé dans les zones basales, par petites gouttelettes éparses, augmentées peu à peu. Chez le nouveau-né on en trouve quelques-unes en outre dans la zone apicale. Sur un enfant de trois ans, elles étaient assez abondantes : les plus grosses atteignant la taille d'un grain de zymogène. Chez une fille de dix-neuf ans, c'étaient de grosses gouttelettes en groupes serrés, surtout dans la zone basale, si serrés parfois que les contours individuels ne se reconnaissaient plus; le groupe prenait l'aspect « en rosette ». Chez une tuberculeuse de soixante-treize ans, les plus grosses, de la taille d'hématies, avaient de même un contour irrégulier, comme si elles étaient formées par la

(1) Point du tout dans les cellules muqueuses.

confluence de plusieurs. La graisse augmente donc rapidement dans la période de croissance, jusqu'à vingt ans ; plus tard, l'accroissement semble se ralentir. STANGL ne croit pas cette graisse en rapport immédiat avec la sécrétion; l'emploi de la pilocarpine chez le Chien, l'intoxication par le phosphore chez la Souris, ne lui ont pas décelé de changements bien appréciables, alors que dans ce dernier cas le foie montrait une dégénérescence graisseuse des plus accentuées. Il voit dans cette graisse un produit normal d'échange de la cellule, et témoignant de l'activité des échanges. L'excès révélé par les grosses gouttelettes de la vieillesse serait l'expression d'une énergie vitale décroissante.

Nous retrouvons les gouttelettes de graisse *chez le Mouton adulte* au nombre de 5 à 10 par cellule, un peu plus grosses en général que les grains de zymogène (1 à 2 μ).

Chez l'Homme à jeun depuis douze heures environ (suppliciés) nous trouvons dans les cavités sécrétantes les gouttelettes graisseuses assez abondantes, mais très inégalement réparties, nombreuses et grosses en certains acini, rares en d'autres ; mais c'est exceptionnellement que quelques-uns d'entre eux en sont dépourvus. La graisse peut être rencontrée dans tout l'élément, mais de préférence dans la zone basale ou sur les côtés du noyau. Souvent ce sont de très petites gouttelettes éparses, inconstantes ou au nombre de 1 à 4 ou 5 dans certains éléments. Ailleurs, ce sont des gouttelettes moyennes, d'environ 1 μ, également disséminées. Ailleurs encore, ce sont ou de très grosses gouttelettes de 2 à 4 1/2 μ ou des *amas mûriformes* correspondant aux formes « en rosette » de STANGL, de 4 à 6 μ de diamètre et plus, pouvant par conséquent dépasser en largeur le noyau, et constitués par des gouttelettes moyennes et grosses très rapprochées ou coalescentes.

Nous verrons plus loin que certains acini rajeunis par le passage récent à l'état d'îlots (reconstitutions) ne contiennent point de graisse, ou en contiennent un minimum. Ils forment ainsi des plages qui peuvent trancher très nettement en clair au milieu des acini voisins.

Si nous rapprochons ces faits de ceux que nous avons exposés plus haut (Salamandre), de ceux observés par NICOLAÏDÈS (Chien), par STANGL, il semble que la cellule à l'état d'élaboration active de grains de Cl. Bernard (comme ces reconstitutions qui en sont absolument bourrées à leur stade ultime) ne produise que peu de graisse (bien qu'on en trouve assez facilement chez l'Homme). Celle-ci n'apparaît en abondance que quand la fonction élaboratrice normale se ralentit ou s'arrête, et surtout quand il y a de longues périodes d'inactivité (inanition) avec résorption des grains.

Quand çà et là des acini en sont spécialement chargés, c'est probablement que leur fonctionnement est ralenti ou arrêté. La graisse nous semble devoir être considérée comme une réserve que la cellule accumule, pour son propre usage d'abord, afin d'utiliser les matériaux qui lui sont apportés en excès lors de l'arrêt de fonctionnement, ou pour conserver les matériaux déjà élaborés, sous une forme moins labile que celle de grains de Cl. Bernard. Nous aurons à y revenir à propos de la cellule d'îlot.

La graisse semble être une réserve cellulaire, provenant surtout de l'excédent des matériaux de nutrition non employés, quand le fonctionnement diminue.

Renouvellement cellulaire. — La cellule pancréatique est, selon la classification de Ranvier, une cellule *mérocrine*, c'est-à-dire capable de fournir une longue série de phases successives d'élaboration et d'excrétion sans être obligée de se détruire. Il n'en est pas moins vrai que son évolution, comme celle de tout élément épithélial, a un terme, et qu'elle finit par mourir et se détacher.

La cellule pancréatique est mérocrine.

D'après Nüssbaum (1882), dans le pancréas de la Salamandre, c'est pendant la phase de sécrétion la plus active, et au commencement de celle de régénération que se produiraient ces morts cellulaires ; les éléments séniles, isolés ou réunis par petits groupes de deux ou trois, se distinguent par le manque absolu de grains de sécrétion ; leur corps est augmenté de volume, mais son affinité pour les colorants diminuée ; leur noyau plus gros, arrondi, a un aspect mat et non plus brillant ; il ne brunit plus par l'acide osmique ; il est multinucléolé. On trouve quelques-uns de ces éléments en train de se détacher, d'autres sont libres dans la lumière (1).

Quant au procédé de remplacement, on semble avoir bien complètement rejeté ceux qu'avaient cru voir Sokoloff (1883), et Ogata (1883). Le premier concluait au remplacement des cellules tombées par des cellules migratrices, le second à une sorte de rénovation totale de la cellule (Zellerneuerung) aux dépens du nucléole ou plasmosome émigré sous forme de paranucleus (V. le parag. précédent). La division directe semble être assez rare ; l'amitose en effet, quand on la trouve, est généralement limitée au noyau et déviée de son rôle originel, utilisée dans l'acte sécrétoire ; peut-être pourtant la division directe s'étend-elle parfois au corps cellulaire et joue-t-elle un rôle dans le renouvellement. Mais jusqu'ici il semble que le *remplacement normal* se fasse surtout

Procédés de remplacement : la caryocinèse, et peut-être en une certaine mesure l'amitose.

(1) Chez les Sélaciens adultes, Diamare (1899) signale, dans les canaux excréteurs, la fréquence de noyaux intacts ou déformés, qui proviendraient des cavités sécrétantes, dans la lumière desquelles on les retrouve. Nous n'avons pu observer de destructions cellulaires aussi abondantes que le décrit Nüssbaum ; l'état multinucléolé nous semble très normal à certains stades (formation des paranuclei).

Mais la cellule semble avoir une longue durée : divisions rares.

par division indirecte ou *caryocinèse*. Il semblerait, d'après les observations plus haut citées de Nüssbaum, celles de Sokoloff, que ces caryocinèses dussent être nombreuses. Il n'en est rien pourtant, et il est probable que beaucoup des cellules considérées par ces auteurs comme destinées à tomber étaient susceptibles de se régénérer. En effet, Nüssbaum lui-même n'a trouvé que de très rares caryocinèses dans le pancréas de la Salamandre. Platner (1889), Steinhaus (1890), Macallum chez les Amphibiens, Gaule (1880), Heidenhain, Lewaschew (1880), Melissinos (1890) chez le Chien, Bizzozero et Vassale (1887-*a* et *b*) chez le Lapin, le Cobaye, le Chien, le Chat, etc. (1), ont également constaté dans ces épithéliums, très stables, la présence de figures caryocinétiques, mais en très petit nombre. Ces derniers auteurs font remarquer que, pour les trouver nombreuses, il faut remonter jusqu'au fœtus et au nouveau-né : Eberth et K. Müller (1892) n'ont pu en trouver chez l'adulte (mais ont pu voir des amitoses) ; Podwyssotski (1887) ne les admet que chez le fœtus, ou dans le processus de réparation après traumatisme ; la cellule glandulaire serait pour lui un *élément permanent*. Prenant (1898, 1899, 1904) développe des idées analogues, et oppose la sécrétion à la division. Les deux variétés du protoplasme supérieur, ergastoplasme et kinoplasme, les deux formes d'activité de la cellule, élaboration et division, s'excluraient réciproquement ; elles alterneraient, mais ne pourraient coexister. La cellule glandulaire ne pourrait donc se diviser qu'en abandonnant temporairement ses fonctions sécrétoires, après avoir rejeté son matériel de sécrétion. Et, de fait, l'on sait que souvent au moins les figures caryocinétiques des glandes se présentent dans ces circonstances. Dans le pancréas (Salamandre), Steinhaus en représente une très belle dans une cellule complètement dépourvue de grains. Pourtant on ne saurait ériger ici une règle trop absolue. Nüssbaum a trouvé des mitoses dans des cellules pancréatiques de la Salamandre chargées de grains ; nous avons pu nous-même en rencontrer plusieurs fois (2). Les grains sont simplement diminués de nombre. Jolly a fait de nombreuses observations du même genre dans des éléments qu'on peut rapprocher des cellules glandulaires, les cellules lymphatiques granuleuses de la moelle des os (*Arch. d'An. micr.*, t. III, 1900).

(1) Oppel (1900-*a*) cite encore comme ayant constaté des caryocinèses plus ou moins nombreuses : Cl. Ulesko (1883), Curt Schmidt (1882, Triton). D'après ce dernier, leur présence n'a aucun rapport avec la sécrétion.

(2) Par exemple sur le fœtus de Mouton (1895-*c*., p. 188), et même chez l'Homme adulte.

CHAPITRE VIII

CELLULES CENTRO-ACINEUSES ET PREMIÈRES VOIES DE L'EXCRÉTION

C'est LANGERHANS (1869) qui, dans des dissociations de pancréas de Lapin faites au moyen du liquide de Müller, trouva, outre les cellules principales, des éléments fusiformes à corps presque homogène nettement limité, à gros noyau souvent clair, réunies en groupes, souvent adhérentes aussi au milieu d'un amas de cellules sécrétantes représentant un cul-de-sac glandulaire complet ou incomplet. Sur les coupes, il revit deux, trois ou quatre de ces cellules logées au centre du plus grand nombre des sections de cavités sécrétantes : d'où le nom de *cellules centro-acineuses* (*centroacinære Zellen*) sous lequel il les désigna.

Les centro-acineuses sont constantes chez les Vertébrés.

Constance des centro-acineuses. — Variation de nombre. — Distribution. — Ces éléments ont été retrouvés par SAVIOTTI (1869), puis LATSCHENBERGER (1872) sur le Lapin et le Chien, par BOLL (1869-*b*), VON EBNER (1872), FREY (1872) (1). RENAUT (1879-*a* et *b*) les étudia chez les mêmes animaux et chez le Poulet, PODWYSSOTSKI (1882) chez le Chien, l'Homme, le Lapin, le Rat, le Pigeon, la Grenouille, le Triton. MACALLUM (1881) les a vus chez les Ganoïdes. Nous les avons décrits nous-même chez les Téléostéens (1891, 1894-*a*), chez les Ophidiens (1901, 1902-*d*), et chez les Sélaciens (1902-*b*) (2). PISCHINGER, d'autre part (1895), les a trouvés chez des espèces appartenant à toutes les classes de Vertébrés. Il semble donc qu'ils soient constants, ou tout

(1) PISCHINGER y ajoute S. MAYER (1870), W. KRAUSE (1870), LEGOUIS pour les Téléostéens (1873).

(2) Sans compter l'Homme (1894-*c*), le Mouton (1895-*c*) et les Mammifères en général. Notons encore leur présence chez les Dipnéens (Protoptère).

au moins que les exceptions soient rares. HARRIS et GOW (1893) n'avaient pu certifier leur existence chez toutes les espèces qu'ils ont examinées. D'autre part, PUGNAT (1896, 1897), étudiant le pancréas du Pigeon, du Poulet, du Merle, et de quelques autres espèces, n'a pu voir les cellules centro-acineuses, et conclut qu'elles n'existent pas chez les Oiseaux. Comme RENAUT, GIANNELLI (1902) les retrouve pourtant (Pigeon, Poulet, *Fringilla domestica*...). Il remarque seulement qu'elles sont rares, très minces, et peuvent échapper facilement, surtout sur les acini coupés en travers (1).

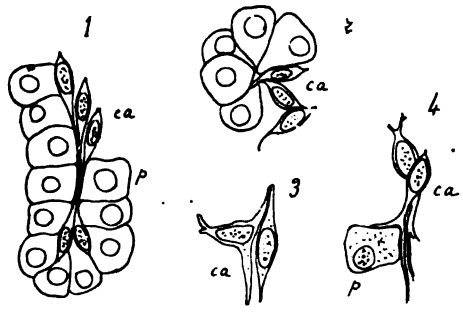


Fig. 26. — *Les centro-acineuses chez le Lapin*, d'après SAVIOTTI. — Cliché emprunté au *Journal de l'Anatomie*, 1894.

1, cul-de sac coupé en long, à demi dissocié; — 2, 3, 4, groupes de cellules principales *p*, — et de centro-acineuses, *ca*.

Mais si les centro-acineuses paraissent constantes (2) chez les Vertébrés, du moins y sont-elles distribuées en proportion très variable selon les espèces. Nous venons de voir qu'elles sont peu abondantes chez les Oiseaux, où l'on a pu méconnaître leur existence. Nous les trouvons également petites et rares chez le *Galeus canis* (Sélacien) (1902-*b*) et chez d'autres animaux. Elles sont au contraire assez nombreuses chez le Lapin, chez le Mouton. Chez l'Homme (1894-*c*, 1900-*a*) elles abondent. C'est l'espèce, semble-t-il, où elles sont le plus développées. Aussi nous ne pouvons souscrire à cette phrase de PISCHINGER: « ces formations sont plus abondantes chez les animaux inférieurs et les embryons ». Elle n'est justifiée qu'en ce qui concerne ces derniers. Des variations considérables de nombre, de volume et de forme peuvent exister entre des espèces voisines ou peu éloignées (3).

Leur nombre varie suivant l'espèce.

(1) Nous les voyons également chez le Poulet, mais peu abondantes, petites et surtout à noyau très petit, arrondi, colorable presque en masse (hémalun après fixation alcool).

(2) Caractéristiques du pancréas, elles ont été signalées pourtant en petit nombre et le plus souvent au col seulement des acini: par BOLL (1871), dans la glande lacrymale, W. EBNER (1872), TERASKIEWICZ (1875), FREY (1877), RANVIER (cours 1886-1887), LAGUESSE et JOUVENEL (1899), etc., dans diverses glandes salivaires.

(3) Les centro-acineuses étant, en règle générale, plus abondantes dans la partie qui fait immédiatement suite au canal excréteur, prédominent fatalement dans les espèces où cette partie seule existe, c'est-à-dire où les acini sont très courts (Homme par exemple).

D'après LATSCHENBERGER, les acini terminaux seuls seraient pourvus de centro-acineuses, les collatéraux en manqueraient. W. KRAUSE a cru pouvoir confirmer. Nous pensons qu'il y a là une exagération : les acini collatéraux étant souvent très petits, l'assise interne de cellules peut y pénétrer moins loin, et se limite souvent au col.

Elles sont plus abondantes au col de l'acinus, manquent souvent au fond.

En ce qui concerne la distribution dans chaque cavité sécrétante, dès le début LANGERHANS, SAVIOTTI, LATSCHENBERGER ont fait remarquer leur absence ou leur rareté vers le fond, leur abondance au contraire vers le col. L'assise qu'elles forment, continue à ce niveau, tend à devenir discontinue plus loin, puis à disparaître. Ainsi, dans les belles cavités sécrétantes en T ou en Y du Mouton (*fig. 11*), nous les voyons (1903) constituer d'abord un tube complet ; puis ce tube s'ajoure, les éléments semblent se disposer plus loin en une ou plusieurs files (leur ensemble constituant la *tige centro-acineuse* de RENAUT), puis s'égrener et disparaître bien avant d'atteindre le fond des culs-de-sac. Chez l'Homme (1894-*c*, 1900-*a*) (*fig. 9*), ils tendent à former au contraire une couche continue jusqu'au fond ou presque jusqu'au fond de la cavité, d'ailleurs peu profonde (1).

Ce sont des éléments généralement allongés ou étoilés, à prolongements filiformes ou lamelleux.

Caractères. — Chez la plupart des espèces la cellule centro-acineuse est assez régulièrement fusiforme, souvent aplatie, rubanée, telle que la décrivent LANGERHANS et SAVIOTTI chez le Lapin (*fig. 26*). Elle s'étend à la surface de l'assise principale, qu'elle sépare de la lumière. Le corps se continue par de minces prolongements filiformes ou lamelleux, parfois bifurqués (SAVIOTTI). Les premiers peuvent être si fins et si longs, que PISCHINGER les désigne sous le nom de fibres. C'est un terme qu'on a abandonné avec raison, parce qu'il peut prêter à confusion. Assez souvent la cellule s'étoile ; un prolongement se branche sur le milieu même du corps pour s'enfoncer à angle droit entre les cellules principales (comme le font du reste les ramifications des premiers), et peut atteindre la propria. S'il naît par une large base, nous avons une cellule en T, comme l'ont déjà décrit et figuré SAVIOTTI (*fig. 26*), RENAUT..., et le noyau peut être situé dans la tige même du T. On peut concevoir que celle-ci existe seule ; la cellule tout entière sera alors un coin à bord plus ou moins tranchant, s'enfonçant entre deux cellules à grains. Enfin, comme l'a décrit PODWYSSOTSKI, il existe même des coins tournés en sens inverse, c'est-à-dire s'appuyant par leur base contre la membrane propre (*cellules en coin de* PODWYSSOTSKI).

(1) Voyez aussi les figures de ZIMMERMANN (reproduites *fig. 32*), de VON EBNER, de STŒHR, etc.

Chez certaines espèces, les centro-acineuses sont plus épaisses. C'est ce que nous trouvons particulièrement bien marqué chez l'Homme (1894-*c*, 1900-*a*). Le corps des cellules est généralement ici peu au point aplati (*fig. 8, 9* et *27*), assez régulièrement polyédrique ou étoilé, portant en creux l'empreinte des éléments sous-jacents. Des bords et des angles partent les prolongements filiformes et membraniformes nombreux, qui s'enfoncent entre ces éléments et se moulent sur eux (crêtes d'empreintes des membranules). Les centro-acineuses coiffent et séparent leurs extrémités apicales, auxquelles elles sont si intimement liées par cette sorte d'engrènement, que la dissociation (liquide de Müller) n'arrive pas toujours à les séparer (*fig. 27, a, c, f*). LANGERHANS avait déjà, chez le Lapin, signalé ces connexions intimes. On trouve aussi chez l'Homme des centro-acineuses en coins, à base le plus souvent tournée vers la lumière (*fig. 27 f*).

Fig. 27. — Cellules centro-acineuses de l'Homme (supplicié). — Dissociation après macération dans le liquide de Müller.

En *b, d, g*, centro-acineuses isolées ; — en *a, c*, elles coiffent encore une cellule principale ; — en *f*, une s'enfonce en coin sur les faces latérales d'une principale ; — *e*, cellule principale binucléée. (ZEISS, ap. imm. 2 mm, ap. 1,40, oc. 4 camera.)

A cytoplasme clair.

Comme l'ont remarqué tout d'abord LANGERHANS, SAVIOTTI, par l'emploi du liquide de Müller le corps des centro-acineuses paraît presque homogène, avec un très petit nombre de fines granulations. Il a en outre très peu d'affinité pour les colorants après l'action des mélanges osmiés, du sublimé, etc... ; il tranche par conséquent assez nettement au milieu des cellules principales vivement teintées. Après fixation au liquide de Flemming, à l'alcool, on a souvent (ici comme dans les cellules des fins canaux) l'impression d'un cytoplasme très lâche, réticulé ou alvéolaire à larges mailles (fines travées) occupées par un contenu très liquide. Ce peut être pourtant un réseau de coagulation. En tout cas, ce cytoplasme est évidemment beaucoup plus hydraté que celui des cellules principales, moins dense, moins riche en fines granulations, moins colorable, plus rétractile, plus franchement acidophile. Au centre du cul-de-sac, l'ensemble des centro-acineuses forme une rosette claire, quand elles sont en quantité suffisante. C'est généralement l'inverse après l'action des bichromates

(liquide de Müller); la rosette se détache alors en foncé. Parfois les contours des centro-acineuses, minces ou insuffisamment fixées (1), sont un peu indistincts ; mais on peut admettre que tout noyau situé vers le centre du cul-de-sac appartient à une de ces cellules; car les noyaux des cellules principales forment une sorte de couronne assez régulière vers la périphérie.

A noyau privé de gros nucléole et plus riche en chromatine.

Les noyaux des deux variétés sont d'ailleurs bien différents : celui des éléments sécréteurs, généralement plus gros, arrondi, est peu riche en chromatine, et caractérisé par le gros nucléole central ; celui des centro-acineuses, petit, allongé dans le sens de l'axe cellulaire, plus riche en petits grains ou en massettes anguleuses de chromatine, et à réseau plus serré sans disposition radiaire nette, est dépourvu du gros nucléole caractéristique. Il en contient deux à trois petits, et est enveloppé d'une membrane plus mince (L. 1893-*b*, 1894-*a*). Il en résulte que ces noyaux sont généralement plus colorés dans leur ensemble que ceux des cellules principales, mais moins nettement limités. Pischinger (1895) montre qu'ils sont souvent en outre plissés ou irréguliers après fixation, ce qui n'arrive guère dans les cellules à grains, et témoignerait d'une moindre résistance à l'action des réactifs. Pourtant cet aspect souvent « chiffonné », comme dit Renaut, peut se retrouver, chez certains animaux au moins, après les fixations les plus diverses (Ophidiens par exemple, 1902-*d*). Pischinger insiste encore sur la disposition non radiaire du réseau ; les grains de chromatine sont parfois disposés en bâtonnets noueux (Rat).

Langerhans concevait les centro-acineuses comme formant dans leur ensemble un tube complet pénétrant jusqu'au fond de l'acinus. Mais, comme souvent elles semblent égrenées, manquantes à l'extrémité, il admettait pour les relier, compléter le tube et entourer complètement la lumière, l'existence à leur surface libre d'une fine membrane homogène, d'une sorte de cuticule. Saviotti, Latschenberger avaient rejeté cette conception, montré que l'assise centro-acineuse est incomplète, fenêtrée, et personne n'avait pu depuis mettre nettement en évidence une membranule de ce genre (2). C'est seulement Renaut (1903-*a* et *c*), qui, par l'emploi d'un nouveau colorant, le bleu de méthyle acide (introduit par Zachariadès comme colorant de la fibre conjonctive), est arrivé à teindre électivement (chez *Zamenis viridiflavus*, puis chez les Mammifères) une sorte de mince cuticule. Vue de face, elle se détache seule en bleu dans l'acinus (avec le tissu

Cuticule de Renaut.

(1) Elles peuvent être aussi dans ce cas détachées.

(2) Merkel (1883) en signale pourtant une, mais dans les canaux.

conjonctif environnant), après coloration préalable par la safranine, puis l'éosine. Vue en coupe, elle se présente comme un trait bleu assez mince, mais très net. En continuité avec une membrane analogue qui règne dans les canaux excréteurs, elle se poursuit sans aucune interruption tout autour de la lumière, et jusque en ses diverticules intra-épithéliaux. Pour Renaut, elle est essentiellement constituée par une série de plateaux fusionnés, plateaux portés chacun par une cellule centro-acineuse. Là où il existe une interruption dans l'assise formée par ces dernières, l'auteur tend à croire que le plateau est une simple expansion de celui des centro-acineuses voisines. Pourtant il n'hésite pas à admettre que les cellules à grains de Cl. Bernard, sœurs des précédentes par leur origine embryonnaire, peuvent très bien ne pas avoir perdu la faculté de différencier un plateau analogue sur leur sommet quand il vient affleurer la lumière. Les deux sortes de cellules contribueraient alors à l'édification de la cuticule, mince « dialyseur » que la sécrétion, dit-il, doit franchir probablement par simple diffusion.

Nature des centro-acineuses. — Les centro-acineuses ont été diversement interprétées. Dès le début, Langerhans (1869), Saviotti (1869), Latschenberger (1872) ont établi qu'elles se continuent sans ligne de démarcation, au col de la cavité sécrétante, avec les éléments épithéliaux des plus fins canaux, dont elles ne diffèrent pas sensiblement. Aussi les considèrent-ils comme des *cellules épithéliales*. Langerhans, tout en se défendant de vouloir porter un jugement définitif sur ces formations, tend à en faire la continuation des canaux excréteurs jusqu'au fond des culs-de-sac. Saviotti n'hésite pas à l'admettre: l'assise des centro-acineuses est pour lui l'origine réelle du canal excréteur; d'ordinaire, dans les glandes, le revêtement de ce canal fait suite par une transition plus ou moins ménagée à l'épithélium sécréteur au col de l'acinus; ici il se continue au-dessus de lui, rendant ainsi plus intime l'union des deux segments de la glande; de ce fait, les culs-de-sac sont formés d'une double assise, l'une de sécrétion, l'autre de simple revêtement. Latschenberger s'associe pleinement à cette manière de voir. Les canaux, dit-il, se glissent (schieben sich) jusqu'à une certaine distance à l'intérieur de l'utricule sécréteur. Frey (1877), R. Heidenhain, W. Krause, Toldt, Klein, Teraskiewicz... et la plupart des auteurs, continuèrent d'abord à décrire les centro-acineuses comme épithéliales.

Première opinion: les centro-acineuses sont épithéliales.

Des recherches postérieures ont un moment paru ruiner complètement cette conception simple. Sans compter Pflüger (1869-*b*), qui

crut un instant pouvoir les considérer comme des *cellules nerveuses* multipolaires annexées à des terminaisons nerveuses, plusieurs auteurs ont voulu voir dans les centro-acineuses des *éléments conjonctifs*, ou tout au moins mésodermiques, ce qui tendait à compliquer singulièrement la structure du pancréas, et à en faire une glande tout à fait à part. Boll (1869-*b*), tout en admettant la centro-acineuse épithéliale de Langerhans, croyait déjà voir partir de la membrane propre un réseau conjonctif intra-alvéolaire. Pour von Ebner (1) (1872), les prolongements périphériques des centro-acineuses étaient en continuité avec ce réseau conjonctif. Les considérant pourtant comme épithéliales, il tendait volontiers à faire des cellules de la propria des éléments également épithéliaux (2).

Deuxième opinion : elles sont conjonctives.

Nous trouvons une tendance inverse avec le Professeur Renaut, de Lyon (1879-*a* et *b*, 1881, 1887, 1899). Pour lui, ce qui caractérise surtout le tissu du pancréas, c'est qu'il a été remanié à la façon du foie, mais moins profondément, par les vaisseaux et le tissu conjonctif qui les accompagne. Cela engage l'auteur à rétablir, mais en le modifiant, en n'y faisant entrer que le foie et le pancréas, le groupe des « glandes conglobées » de Sylvius de Le Boé, et de Malpighi, ce groupe ayant pour caractère essentiel le remaniement par les vaisseaux. Dans le pancréas, on voit les cellules sécrétantes réparties en longs cordons irrégulièrement multifides. Autour d'eux, le tissu conjonctif réticulé (1879), ou plutôt le tissu conjonctif disposé en un « stroma rétiforme » (1899) vient former gaine, et dessine des trajets tubuleux, divisés par des cloisonnements (ou diaphragmes) transversaux ou obliques, plus ou moins complets, en « loges pseudo-aciniques ». Les cordons épithéliaux se trouvent de ce fait segmentés en « pseudo-acini ». De la gaine et de ses cloisons partent de fines trabécules qui pénètrent dans le cordon et s'y anastomosent entre elles, enserrant les cellules sécrétantes d'un « fin réseau de mailles, analogues à celles du tissu caverneux d'un ganglion lymphatique, et dont les points nodaux dessinent les figures connues sous le nom de centro-acineuses » (1879-*a*). Cette comparaison avec un ganglion « où les cellules lymphatiques sont remplacées par des cellules glandulaires, et qui possède un système de canaux excréteurs ramifiés », permet de considérer la glande comme un « organe lympho-glandulaire » (1879-*a*).

(1) Il abandonne complètement ce réseau intra-alvéolaire en 1899.

(2) Lawdowsky (1877), d'après Pischinger, ne croit pas à l'existence de centro-acineuses en tant qu'espèce particulière. On aurait décrit sous ce nom tantôt des cellules épithéliales pressées entre les autres, tantôt des cellules conjonctives de la membrane. Asp les nie complètement.

Souvent, vers le centre, la cloison conjonctive s'infléchit, devient verticale, et monte suivant l'axe du cordon, formant une sorte de « tige centro-acineuse » (1887), obturant plus ou moins complètement la lumière. Les vaisseaux abondent dans le tissu conjonctif des gaines, d'où émanent les cloisons. Aussi, les cellules glandulaires du pancréas sont-elles « ordonnées tout aussi bien par rapport aux vaisseaux sanguins qui l'ont pénétré, que par rapport au sytème de ces canaux excréteurs » (1887).

Ajoutons de suite que nous écourtons cette description; car, en ce qui concerne les centro-acineuses tout au moins, elle n'a plus qu'une valeur historique, Renaut ayant heureusement modifié sa conception première à la suite d'études sur les Ophidiens (en 1903, comme nous le verrons plus loin).

Mais Podwyssotski, en 1882, en avait exposé une assez analogue, se rapprochant davantage par certains côtés de celle de von Ebner. Pour lui, la membrane propre consiste en un réseau de fines fibrilles conjonctives, et est tapissée à sa face interne d'une couche incomplète de « cellules en coin » (*Keilzellen*) anastomosées, qui envoient entre les éléments sécréteurs des prolongements aplatis. Les centro-acineuses en envoient de semblables à leur rencontre. Ils se fusionnent ainsi en un réseau de soutènement. Ce réseau est bien en continuité avec les cellules fusiformes des fins conduits; il est formé par ces éléments métamorphosés. Mais « toutes ces cellules sont de nature conjonctive et non épithéliale ».

Mouret (1894-*a*), étudiant la Grenouille, le Cobaye, le Lapin, le Chien, fait également des centro-acineuses des éléments d'origine mésodermique. Pour lui, ce sont, d'après leur aspect et leurs réactions, « de simples cellules migratrices venues des « points folliculaires », traversant la paroi propre de l'acinus, s'insinuant entre les cellules pancréatiques, et arrivant dans le lumen... Peut-être vont-elles puiser dans les acini les éléments de la « sécrétion interne » pour l'apporter ensuite dans la circulation lymphatique ».

Toutes ces conceptions tendaient à éloigner les histologistes de l'idée primitive de Langerhans (1), ou leur imposaient tout au moins une grande réserve. Pourtant, de bonne heure, quelques auteurs nouveaux étaient franchement revenus à la théorie épithéliale, Arnozan et Vaillard par exemple (1884), Rémy (1889); la plupart des anciens lui étaient restés fidèles. L'histogénèse, nous sembla-

(1) Nommes, par exemple (1891), prend pour base de son étude physiopathologique la théorie de Renaut.

t-il, devait être d'un grand secours dans ce débat. Aussi, dès 1893 (*b*) et plus longuement en 1894 (*a*), nous suivions le développement des longues cavités sécrétantes tubuleuses de la Truite. Ce sont d'abord des cylindres pleins. Dès la fin du stade L, on voit une petite lumière centrale commencer à y apparaître, et les cellules tendre à s'ordonner radiairement autour d'elle. Mais généralement alors il existe deux assises de cellules, se pénétrant plus ou moins, l'interne discontinue (*fig.* 28).

L'histogénèse montre leur nature nettement épithéliale : chez la Truite.

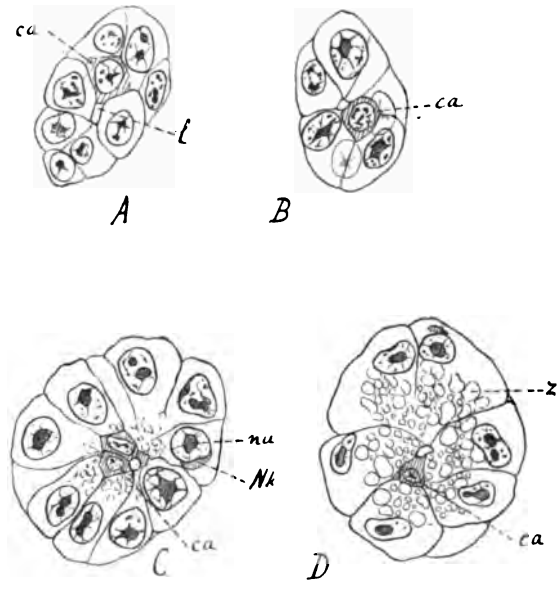


Fig. 28. — Quatre stades du *développement des centro-acineuses* chez la Truite. (L. 1894-*a*). *ca*, centro-acineuses, *l*, lumière.

Au début, les éléments des deux assises sont identiques, et ne se distinguent les uns des autres que par leur position. Peu à peu, les éléments extérieurs se rangent en une couronne plus régulière, grossissent, augmentent surtout de hauteur, deviennent pyramidaux ; un gros nucléole central s'y différencie de bonne heure, ainsi qu'une membrane nucléaire épaisse ; puis des grains de Cl. Bernard apparaissent au sommet : ce sont les cellules principales. Au cours du stade M, et surtout après l'éclosion, les éléments de l'assise interne se modifient rapidement aussi. A l'inverse des premiers, ils restent petits, ils paraissent même diminuer de volume sur les coupes transversales, parce que leur corps s'allonge peu à peu selon l'axe du tube jusqu'à

devenir fusiforme aplati, de plus en plus homogène. Le noyau s'étire dans le même sens, sa chromatine se fragmente en petites massettes, il n'a que peu à se modifier pour devenir tel que nous l'avons vu chez l'adulte. Ce sont les cellules centro-acineuses. Elles sont, aux premiers stades plus nettement encore que chez l'adulte, en continuité évidente avec le revêtement des canaux excréteurs. Elles représentent donc simplement une deuxième assise épithéliale (1).

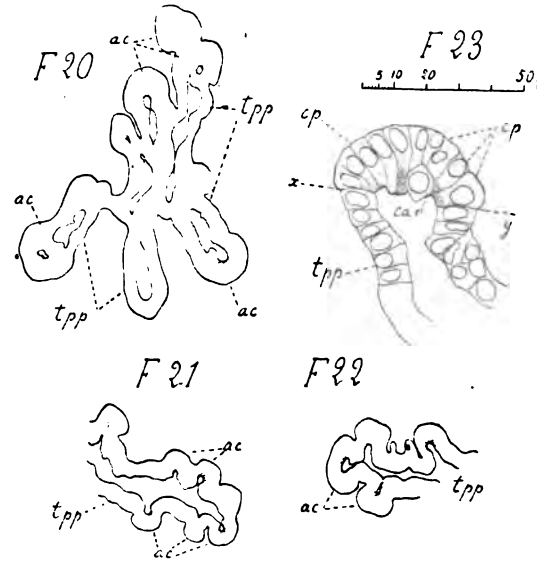


Fig. 29. — Développement des cavités sécrétantes et des centro-acineuses chez le Mouton.

Fig. 20 à 22 de l'Histogénie du Pancréas, *Journal de l'Anatomie*, 1894 ; — 20, 21, 22, apparition des premières cavités sécrétantes *ac*, avec leur zymogène, sur les tubes pancréatiques primitifs indifférents *tpp*; — 23, type de cavité sécrétante nouvellement formée, simple calotte hémisphérique limitée par la ligne *xy*, avec ses cellules principales *cp*, et une centro-acineuse primaire *ca*[1] (fœtus de 82 à 115 m/m).

Chez le Mouton : centro-acineuses primaires et secondaires.

Dès cette époque, nous pouvions vérifier que chez l'embryon humain l'origine de ces éléments n'est guère plus douteuse. Plus tard (1895-*c*) nous reprenions en détail l'histogénèse chez le Mouton. Ici, le développement est un peu plus complexe (*fig.* 29 et 30). Des centro-acineuses primitives se différencient de bonne heure sur place (embryon de 65 à

(1) C'est à tort que Pischinger les considère fatalement, d'après notre travail, comme le reste des cellules internes de cordons cellulaires d'abord solides, persistant comme elements de charpente et de soutien. Que les acini soient pleins comme ici, ou d'emblee creux comme chez les Mammifères, cela n'influe en rien sur l'existence des centro-acineuses.

110 mm., par un processus analogue à celui que nous venons de décrire, dans les premières cavités sécrétantes arrondies ou hémisphériques, et ne s'allongent pas tant que ces cavités ne s'allongent pas elles-mêmes. Elles restent peu nombreuses. Mais, au col de l'acinus, on voit bientôt le canal excréteur s'insinuer, glisser (1) à la surface interne des cellules principales jusqu'à une certaine distance, apportant ainsi des *centro-acineuses secondaires* formant tube complet, et qu'on ne distingue bientôt plus des premières. Ces observations confirment donc l'opinion

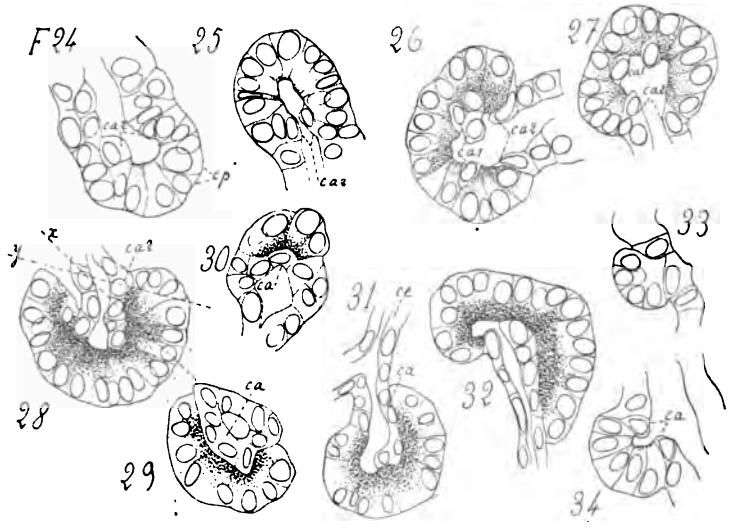


Fig. 30. — Développement des centro-acineuses secondaires chez le Mouton.

Fig. 24 à 34 de l'Histogénie du pancréas, *Journal de l'Anatomie;* — *ca 1*, centro-acineuses primaires ; — *ca 2*, centro-acineuses secondaires se glissant dans l'acinus ; — *ce*, canal excréteur.

de Langerhans, Saviotti, Latschenberger, sur la nature épithéliale des éléments qui nous occupent. Ne sont-ils, comme ils le prétendent, que l'origine même du canal excréteur? Latschenberger, notamment, supposait, comme le dit Renaut, que la tige centro-acineuse est le canal lui-même entré dans l'acinus à la façon d' « un segment de tube de lorgnette rentré dans un autre ». Sa supposition ne se trouve qu'en partie justifiée par l'histogénèse, c'est-à-dire à condition qu'on l'applique seulement au col de l'acinus (surtout si l'acinus est allongé), les centro-acineuses primaires s'étant d'emblée développées

(1) Nous avons encore dit ailleurs, « invaginé ». L'expression est moins exacte : il y a glissement plutôt que repli continu. Chez les Ophidiens, Renaut admet une légère invagination de la membrane propre et du tissu conjonctif tout à l'entrée.

plus loin sur place. RENAUT (1903-*c*, Ophidiens adultes) n'admet ce qu'il appelle le « télescopement » que pour les premières centro-acineuses du col.

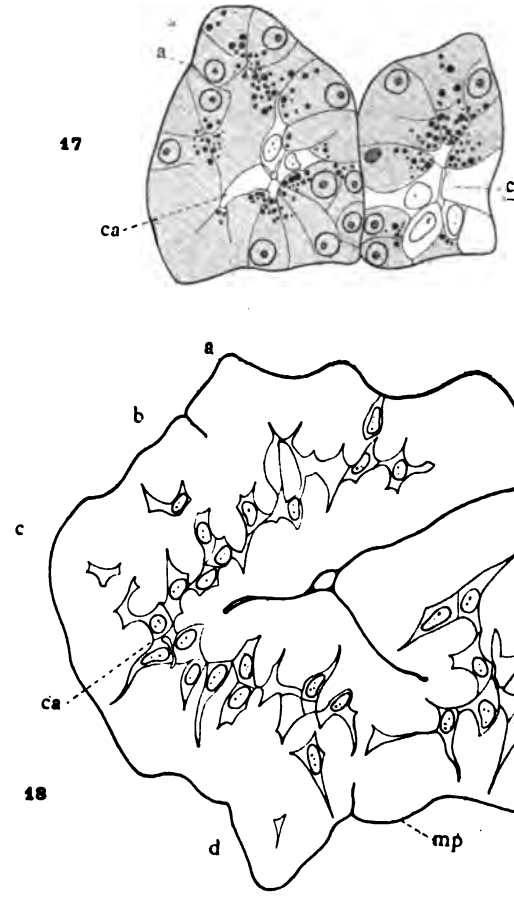


Fig. 31. — Acini et centro-acineuses de la Couleuvre. — (L. 1902-*d*, *Archives d'Anatomie microsc.*, fig. 17 et 18.

En 17, deux acini voisins coupés transversalement; — *ca*, centro-acineuses venant en plusieurs points prendre pied sur la propria, formant ailleurs rosette ; — en *a*, adossement de deux petits culs-de-sac à peine ébauchés, sous la membrane propre, et à axe jalonné par les traînées de zymogène; — en 18, coupe longitudinale d'une cavité sécrétante montrant la tige centro-acineuse en long ; — *mp*, membrane propre; bosselures avec adosssements analogues à celui de 17, et avec quelquefois pénétration de la propria en *a*, *b*, *c*, *d*.

Nature épithéliale évidente des centro-acineuses chez les Ophidiens.

S'il persistait des doutes sur la nature épithéliale des centro-acineuses, l'étude des Ophidiens (L., 1902-*d*) viendrait les lever. Chez la Couleuvre à collier par exemple (*Tropidonotus natrix*), ces cellules ne manquent

qu'à l'extrémité des culs-de-sac, généralement tubuleux allongés, ou plutôt d'un grand nombre d'entre eux. Elles constituent dans l'axe une tige continue ou à peu près continue, creusée d'une fine lumière qui, par places, affleure à sa surface, tangentielle, sous forme de simple gouttière. La plupart des éléments étant pyramidaux (ou en fer de lance), et adossés par leur base vers le centre, il en résulte fréquemment des figures en rosette sur les coupes transversales (*fig. 31*); sur les coupes longitudinales, c'est une tige centro-acineuse barbelée, rappelant une branche d' « arbre de Saturne » (*fig. 31, n° 18*). Mais souvent une de ces cellules atteint la membrane propre; elle peut même y prendre pied largement et revêtir la forme prismatique; quelquefois c'est tout un groupe, et alors le caractère épithélial de ces éléments est de toute évidence. Enfin, comme nous l'avons déjà signalé, il existe ici des formes de transition insensible, dont il est difficile de dire qu'elles sont des canaux excréteurs plutôt que des cavités sécrétantes. L'épithélium est prismatique comme celui des vrais canaux moyens; mais, de place en place, s'intercalent entre ses éléments des cellules à zymogène sombres (1), isolées ou par petits groupes, généralement rejetées *en bordantes*, comme dans les glandes peptiques. Qu'un de ces groupes fasse saillie, constitue un cul-de-sac sécréteur rudimentaire, les cellules prismatiques claires s'insinuent dans son axe comme pour y conduire la lumière, changent peu à peu de forme pour devenir centro-acineuses, capables pourtant d'y reparaître soudain plus loin sous l'aspect prismatique. Qu'il reste étalé à plat, continuant à faire partie intégrante de la paroi du canal, et de place en place il héberge encore une cellule canalaire, souvent pyramidale et à base appuyée à la lumière, pouvant d'autres fois ne pas atteindre par sa pointe la membrane propre et devenir alors véritable centro-acineuse de cette glandule étalée. En un mot, le mélange des trois sortes d'éléments est ici tel que leur parenté ne saurait faire de doute, d'autant plus que l'ensemble est encerclé d'une basale bien marquée qui le sépare des éléments mésodermiques. Et deux d'entre elles (cellules des canaux et centro-acineuses) se présentent si bien comme les deux variétés ou plutôt les deux aspects d'une même espèce, distinctes seulement par leur position et par conséquent leur forme, que nous avons proposé d'en désigner l'ensemble sous le nom commun de *cellules canalisantes* ou cellules de charpente (2).

(1) Fixation aux mélanges osmiés, puis hématoxyline au fer.

(2) La même étroite parenté, la presque identité des deux formations nous avait déjà été montrée chez le fœtus, lors de la division des cavités sécrétantes (voyez plus haut, ch. III).

C'est dans la même famille des Colubrides (*Tropidonotus natrix*, *Zamenis viridiflavus*) que le professeur Renaut (1903-*b* et *c*) a récemment repris l'étude des cellules centro-acineuses ; aussi s'est-il vite convaincu de la nécessité de modifier sa théorie. Il conserve comme base le remaniement de la glande par les vaisseaux et le tissu conjonctif. Il montre qu'il a décrit un fait bien réel, la pénétration de feuillets connectifs dans l'épithélium (1), mais qu'il a été trop loin en niant la nature épithéliale des centro-acineuses : elles sont encore pour lui en connexion avec les feuillets pénétrants qui viennent les « insérer » ; elles n'en font plus partie intégrante.

Théorie de Renaut : Insertion des centro-acineuses sur des feuillets connectifs pénétrants.

Voici d'ailleurs quelques détails. Renaut admet, nous l'avons vu, non pas une simple membrane propre autour des tubes, mais d'abord une très mince « *prima* » complètement anhiste, puis une « membrane pellucide connective », représentée par la dernière assise lamellaire du tissu conjonctif. Or, pour lui, de la *prima* partent des « cadres », des « relèvements », s'engageant entre les cellules à grains, et leur formant des loges individuelles. De la pellucide partent, plus rares, des « relèvements » analogues, mais plus marqués, les « feuillets connectifs intra-épithéliaux », qui circonscrivent des loges plus larges que les premières. Par ces feuillets, qui s'engagent de place en place entre les cellules à grains de Cl. Bernard dans l'épaisseur même de la *prima*, le tube sécréteur est refendu en groupes cellulaires occupant chacun une de ces loges. Ces feuillets membranulaires, encore petits, ne semblent s'enfoncer qu'à une faible profondeur. Mais d'autres lamelles conjonctives, plus épaisses, prennent un plus grand développement et méritent de ce fait un nom nouveau : ce sont les « feuillets connectifs pénétrants intra-acineux ». Ceux-ci peuvent se ramifier. Mais leur caractère principal, c'est qu'ils vont profondément se terminer par des « écarts dièdres, sortes de plateformes » en Y ou en T, destinées à fournir à une ou plusieurs centro-acineuses des surfaces d'insertion fixes et solides. Grâce à ces différents systèmes de refend, il n'est aucune des centro-acineuses « qui ait en réalité *perdu pied* » : toutes s'insèrent soit sur les cadres de la *prima*, soit sur les étalements dièdres. Par leur liaison étroite avec le tissu conjonctif, elles constituent ainsi un système de charpente à la fois délicat et solide.

Théorie de Zimmermann : pas de centro-acineuses.

Zimmermann (1898) a encore soutenu une opinion toute particulière sur les centro-acineuses, reprise en 1900 par Tschassownikow. Pour

(1) Nous admettons aussi, comme on l'a vu, la présence de feuillets connectifs, mais seulement comme connexe de la lobation et de la division des acini (ch. III), plutôt refoulants que pénétrants : ce qui nous semble les laisser extra-épithéliaux.

lui, la lumière dite centrale n'a rien à faire avec les cellules sécrétantes; c'est la lumière d'un canal excréteur de dernier ordre (conduit intercalaire, Schaltstück), et les prétendues centro-acineuses ne sont autre chose que les cellules de ce conduit. Il prend pour point de départ (chez l'Homme) de très petits acini hémisphériques collatéraux ses

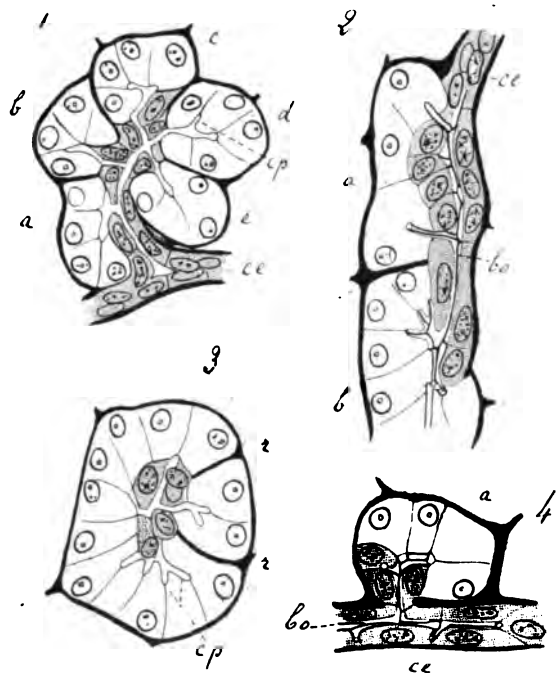


Fig. 32. — *Forme des acini*, d'après Zimmermann (1898) : les cellules qu'on considère comme des centro-acineuses seraient les éléments des derniers canaux intercalaires.

En 1, un groupe de cinq petits acini en voie de fusionnement (?) autour d'un de ces canaux; — en 3, fusionnement presque accompli, un seul petit acinus reste encore distinct entre les reploiements *rr'* de la propria ; — en 2 et 4, formes très simples de petits acini le long des canaux intercalaires *ce*; — *bo*, bandelettes obturantes; — *cp*, canalicules intraépithéliaux (capillaires de sécrétion).

siles, où les centro-acineuses, formant une simple collerette à l'entrée, semblent plutôt en continuité avec les cellules principales que superposées à elles. Supposons avec lui qu'un groupe de petites cavités sécrétantes semblables entoure de toutes parts l'extrémité d'une pièce intercalaire (*fig. 32, 1*), puis qu'elles se fusionnent entre elles, les cellules du canal auront alors l'air de véritables centro-acineuses dans l'axe de la grande cavité sécrétante unique qui en résultera. Et il figure

des stades de transition (*fig. 32, 3*). Mais cette théorie histogénique ne pouvait être que provisoire ; elle a, en effet, un défaut grave ; c'est de ne pas être basée sur l'étude histogénique. Or, celle-ci nous a montré (1) que la succession des faits est absolument inverse ; ce ne sont pas en général les petites cavités qui se fusionnent pour former les grosses, ce sont les grosses qui se lobent, puis se divisent, pour donner de nouveau des petites. Zimmermann est dans la vérité en soutenant que centro-acineuses et cellules de canal ne sont que deux aspects d'un seul et même élément; mais ce qu'il considère comme une pièce intercalaire entourée de petits acini en voie de fusionnement (*fig. 32, 3*) est une véritable tige centro-acineuse d'une grosse cavité sécrétante en voie de division. Les centro-acineuses que représente Renaut dans une de ses figures (1903-*c*, *pl. II*, *fig. 1*) nous semblent bien être aussi plutôt les cellules d'un de ces canaux excréteurs mixtes, mal définis, à paroi bourrée de cellules à grains *refoulées en bordantes* ou groupées en acini rudimentaires, que nous avons décrits ailleurs (2). Les cloisons de refend figurées sont en ce cas interacineuses et non intra-acineuses, elles s'insèrent sur un canal et non sur une tige centro-acineuse. Au fond des cavités secrétantes adultes ordinaires, cette tige nous paraît toujours, à son extrémité tout au moins, libre et indépendante (*fig. 9*). Plus loin, les cloisons de refend peuvent venir s'y insérer en un ou plusieurs points de son parcours, mais c'est secondairement, au cas où la lobulation, s'accentuant, va jusqu'à la division de la cavité sécrétante primitive en un certain nombre de cavités sécrétantes filles plus petites (3). Boehm et Dawidoff (1895) avaient antérieurement donné en quelques lignes une description qui est peut-être l'origine de la théorie de Zimmermann. Admettant avec Langerhans que la tige centro-acineuse n'est que la continuation du canal, ils décrivent et figurent, autour de la terminaison d'une pièce intercalaire, trois petits acini moins qu'hémisphériques, formant un trèfle, et dont les deux de gauche au moins, en étroit contact, sont plutôt pour nous deux lobes que deux acini. Les trois rameaux ultimes du canal excréteur répondant à chacun d'eux, et réduits à de simples collerettes, correspondent, disent les deux auteurs, aux centro-acineuses de Langerhans. C'est un cas limite bien choisi, dans lequel il est évidemment difficile, et peut-être superflu de chercher s'il s'agit réellement de cellules de canal ou de centro-acineuses, puisque celles-ci ne diffèrent guère des premières que

(1) Voyez au chapitre III : *Forme et lobation des cavités*.
(2) Voir au chapitre III.
(3) Voir au chapitre III.

par leur position relativement aux éléments sécréteurs principaux. Mais cela n'empêche pas que, dans les cavités sécrétantes de quelque profondeur, il n'y ait des cellules qui méritent véritablement le nom donné par LANGERHANS.

Rôle. — Puisque les centro-acineuses sont en continuité avec les voies d'excrétion, et en représentent jusqu'à un certain point l'origine, leur rôle doit être de canaliser le produit excrété. Puisque d'autre part elles s'appuient, souvent pour les uns, toujours pour les autres, sur la propria ou ses relèvements, elles doivent avoir un rôle de charpente et de soutien. Beaucoup d'auteurs ne se prononcent pas sur ces rôles : LANGERHANS, SAVIOTTI, LATSCHENBERGER... et la plupart des auteurs récents sont plus ou moins en faveur du premier, BOLL, VON EBNER, PODWYSSOTSKI, PISCHINGER (1), en faveur du second.

Les centro-acineuses ont un rôle de charpente et de canalisation.

Nous pensons, avec RENAUT, qu'ils existent tous deux. En étudiant l'histogénèse, nous avons été frappé du rôle considérable (pressenti par PISCHINGER, 1895), que jouent évidemment les centro-acineuses dans les remaniements des cavités sécrétantes, soit pendant les phénomènes de lobation et de division, soit pendant ceux de transformation en îlots pleins ou inversement (2). Elles nous apparaissent donc comme des éléments restés moins différenciés au point de vue sécrétoire, mais plus actifs. Elles seraient capables, d'une part de glisser entre les cellules principales des prolongements souvent excavés en fines gouttières, qui semblent aller au devant de la sécrétion pour la canaliser, capables d'autre part, dans les périodes de transformation, de jouer le principal rôle dans la reconstitution, la division des voies d'excrétion, dans le groupement des cellules principales alourdies par leurs grains. La cellule centro-acineuse nous apparaît en un mot « comme un agent essentiel de tous les changements de forme qui s'accomplissent dans l'intimité de la glande. C'est une sorte d'élément de charpente et de soutien ; mais un élément actif, chargé d'assurer et de rétablir sans cesse, au cours des métamorphoses multiples, les communications entre la cellule sécrétante et les canaux excréteurs. Les groupes de centro-acineuses représentent donc pour nous l'extrémité même de ces canaux pénétrant dans l'acinus (3), mais une extrémité mobile, active,

(1) Voir au chapitre III : *Forme des cavités sécrétantes*.

(2) Voir au chapitre XVI : Ilots de Langerhans. — Pour PISCHINGER, elles sont particulièrement destinées à soutenir et à fixer l'entrée des utricules. Ce soutien serait particulièrement nécessaire chez les Vertébrés inférieurs, où OGATA, STEINHAUS, VER ECKE ont déjà signalé l'instabilité, les faciles modifications du tissu pancréatique.

(3) Avec les réserves que nous avons faites plus haut.

et douée, à certains moments au moins, de véritables mouvements amiboïdes (1), qui lui permettent ou de se rétracter, ou de s'étendre en tous sens et comme en se dissociant au devant de la sécrétion, pour aller la recueillir jusqu'à ses sources multiples et lui frayer passage. » (1895-*c*, p. 253.) C'est ce que traduisent assez exactement les termes de cellules de charpente ou plutôt *cellules canalisantes* que nous avons proposés (1902-*d*, p. 298) pour désigner aussi bien ces éléments que ceux des canaux. Renaut (1903) admet également cette expression, qui traduit bien pour lui le rôle de la tige centro-acineuse creuse, circonscrivant de toutes parts la lumière grâce à la cuticule, qui tantôt la double, plus loin, en clôt les fenêtres, et « canalise ainsi la voie pancréatique exocrine intra-acineuse ».

Elles jouent probablement un rôle sécréteur très accessoire.

Est-ce à dire que les centro-acineuses n'aient aucun rôle dans la sécrétion? Nous ne le pensons pas actuellement. Nous avons vu plus haut, en effet, que l'épithélium des canaux est évidemment sécréteur dans une certaine mesure, bien qu'il donne une sécrétion plus banale, moins complexe que celle des acini; et les centro-acineuses, partie intégrante des voies d'excrétion, ne peuvent que partager ce rôle, mais probablement dans une bien faible mesure, tellement elles sont parfois minces et aplaties. Pischinger (1895) leur dénie absolument le caractère d'élément sécréteur. Il est évident qu'elles ne l'ont guère. Mais puisque les éléments du canal sécrètent, puisqu'elles sont identiques aux derniers d'entre eux, il est probable qu'elles ne sont pas absolument indifférentes à ce point de vue. Nous y retrouvons d'ailleurs souvent des grains ou corpuscules analogues à ceux qu'on observe dans les cellules de canaux. Nous les trouvons d'autre part, chez le Chien, un peu gonflées au moment de l'excrétion (2).

Origines premières des voies d'excrétion, canalicules intra-épithéliaux ou capillaires de sécrétion.

La lumière de l'acinus envoie des diverticules entre les cellules, et probablement même à leur intérieur.

— Au centre de chaque cavité sécrétante adulte il ne persiste en général qu'une lumière très fine, filiforme, souvent réduite à 1 ou 2 μ de largeur, et par conséquent difficile à voir. Le moindre gonflement des éléments par les réactifs suffit à l'effacer, et l'on a pu croire quelquefois qu'elle était obstruée par les centro-acineuses. Il n'en est rien, sur le vivant tout au moins, et l'une des fonctions de ces éléments semble être de la maintenir béante. Cette lumière, en continuité à l'une de ses extrémités avec celles des plus fins canaux excréteurs, finit en cœcum

(1) Il s'agit, bien entendu, de changements de forme très lents.
(2) Voir le chapitre II : *Canaux excréteurs*.

à l'autre, sans dilatation terminale. Mais on peut dire qu'elle ne constitue pas l'origine la plus reculée des voies d'excrétion ; elle se continue en effet entre les cellules, et probablement dans leur intérieur même, par de fins canalicules, les *capillaires de sécrétion*.

Canalicules radiés de LANGERHANS.

P. LANGERHANS (1869), poussant dans le canal pancréatique du Lapin un mélange de glycérine et de bleu de Berlin, vit, dans les points complètement injectés, la masse remplir la lumière centrale, puis pénétrer au delà entre les cellules mêmes, dit-il, de l'assise sécrétante, et y remplir de petits espaces piriformes, disposés radiairement autour de cette cavité avec laquelle ils communiquent par un court pédicule. Leur dilatation terminale n'atteint pas la membrane propre. Par là le pancréas se rapproche du foie.

Réseau canaliculaire de SAVIOTTI et GIANNUZZI.

SAVIOTTI (1869) crut pouvoir l'en rapprocher davantage (1). Il retrouva d'abord, chez le Lapin, le Chien, ce qu'il appelle les *canicules radiés* de LANGERHANS. Mais, comme GIANNUZZI venait de le faire dans la glande sous-maxillaire (1867), et le refit quelques jours après lui dans le pancréas (1869, 1870), il crut pouvoir aller plus loin. Pour ces deux auteurs en effet, les canicules s'étendent jusqu'à la membrane propre, à la surface de laquelle ils sont reliés entre eux par de fins rameaux anastomosés en réseau autour des bases des cellules sécrétantes. L'ensemble de ces canaux, radiés et tangentiels, connu aujourd'hui sous le nom de *réseau canaliculaire* de SAVIOTTI et de GIANNUZZI, admis un moment à leur suite par divers observateurs, notamment par BOLL (1869), par RANVIER (en traduction du traité d'histologie de FREY, 1870) (2), et par FREY lui-même (1877), ensemble de simples lacunes de 1 à 3 μ de largeur, sans paroi propre, rappellerait donc la disposition des canicules biliaires ; avec cette différence qu'ici ils paraissent occuper les bords et non les faces de la cellule. Ces réseaux, d'après SAVIOTTI même, n'existeraient pas partout; en certains points les canicules radiés se trouveraient seuls.

Ce dernier est un artefact.

Des recherches ultérieures ont montré que si les canalicules radiés de LANGERHANS ont une existence bien réelle, le *réseau canaliculaire* de SAVIOTTI et GIANNUZZI n'est que le résultat d'une illusion. Dans une injection peu poussée, on trouve par places la lumière centrale seule remplie, en d'autres de plus ses prolongements piriformes, en d'autres encore quelque chose qui donne d'abord l'impression d'un réseau péricellulaire, ailleurs enfin des extravasats manifestes. Si l'on étudie avec

(1) Il faut se rappeler que HERING venait, en 1866, de donner sa description magistrale du foie, et de préciser les rapports des canalicules biliaires avec les cellules.

(2) Et aussi en son *Traité d'Histologie*, 1889.

attention le pseudo-réseau, on s'aperçoit bientôt, comme l'ont soutenu LATSCHENBERGER et VON EBNER dès 1872, TERASKIEWICZ (1875), comme l'ont répété ensuite ZELLER (1878), KÜHNE et LEA (1882), puis PODWYSSOTSKI (1882), ARNOZAN (1884), LAGUESSE (1894-*b*), qu'on a rempli non des canaux mais des fentes intercellulaires. KÜHNE et LEA, qui ont suivi sous le microscope la pénétration de la masse, ont vu d'abord la lumière se hérisser de pointes et de gibbosités (canalicules radiés), puis en plusieurs points soudainement, si la pression augmentait, ces gibbosités distendues devenir de larges dilatations piriformes, et presque aussitôt s'étendre sous forme de plaques jusqu'à la membrane propre, et même entre elle et les bases cellulaires. Ainsi averti, il est relativement facile de vérifier que la cellule est alors entourée de très minces lames de matière à injection, difficiles à voir de face, mais qui de champ, surtout à leurs points d'intersection, se présentent comme des lignes colorées nettes, travées du prétendu réseau. Ce sont déjà des extravasats (1).

Les premiers ont une existence bien réelle.

Mais LATSCHENBERGER et la plupart des auteurs qui ont suivi (sauf TERASKIEWICZ) semblent rejeter aussi bien les canalicules radiés de LANGERHANS. La pénétration de l'injection en deux temps, telle qu'ils la décrivent, aurait pourtant dû mettre au moins KÜHNE et LEA en garde : les nappes seules ont nettement le caractère artificiel.

Démonstration par la méthode de Golgi.

Néanmoins, il fallait d'autres procédés pour trancher la question. ARNOZAN déjà (1884) constatait l'existence sur la glande fraîche de minces et courts prolongements s'engageant entre les cellules ; d'autre part BÖHM, RAMON Y CAJAL (1889) venaient d'appliquer avec succès la méthode de GOLGI à l'imprégnation des canalicules biliaires et d'autres canaux glandulaires. RAMON Y CAJAL et son élève CLAUDIO SALA (1891), par cette méthode, ont trouvé constamment dans le pancréas, chez les différentes classes de Vertébrés, la lumière centrale remplie d'un précipité brun noir, hérissé de pointes et de « diverticules ampullaires » divergents, souvent en massue, qui pénètrent entre les faces des cellules, représentent par conséquent les canalicules radiés de LANGERHANS. Ils les appellent « ramuscules interépithéliaux » (*fig. 33*). La cavité de l'utricule sécréteur est ainsi, disent-ils, une sorte de lac (nous dirions plutôt de canal vu son étroitesse), collecteur de plusieurs sources. Chez les Mammifères (Hérisson), des ramuscules nombreux s'enfoncent ainsi entre les cellules, sans dépasser la zone des grains. Terminés par une dilatation olivaire, ils peuvent porter un ou plusieurs « diver-

(1) Pour plus de détails sur cette partie de la question un peu vieillie, voir L., 1894-*b*.

ticules latéraux ampullaires », qui leur sont unis par un pédicule rétréci, et qui paraissent pénétrer dans l'épaisseur même du protoplasma cellulaire, correspondant probablement aux « vacuoles de sécrétion » de KUPFFER, PFEIFFER et OPPEL. VON BRÜNN (1895) incline à croire temporaires les diverticules terminaux intra-cellulaires. Jamais RAMON Y CAJAL et SALA ne trouvent de réseaux. LASERSTEIN (1893), chez la Grenouille et le Chat, DOGIEL (1893, *Endrœhrchen*) chez l'Homme, KANTOROWICZ (1899), chez le Cheval, ont obtenu les mêmes résultats. Nous les retrouvons (1899-*b*) chez le Mouton adulte (1) (*fig. 19*, *3* et *4*). Ici les massues sont les unes presque sessiles, les autres plus ou moins longuement, plus ou moins largement pédiculées. Elles dépassent de beaucoup en largeur (2 à 6 1/2 μ, le plus souvent 3 à 4), et en longueur (6 à 8 μ) le diamètre des grains (souvent moins de 1 μ). Pourtant, nous mettons en garde contre l'emploi exclusifde cette méthode, qui souvent imprègne des groupes de grains de zymogène voisins de la lumière. Il en pourrait résulter certaines confusions.

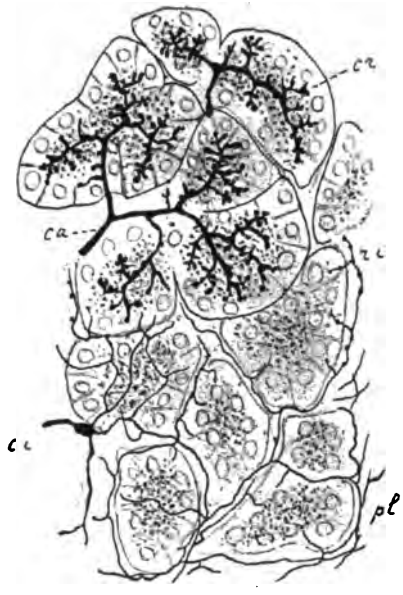


Fig. 33. — *Canalicules intraépithéliaux et nerfs*, d'après RAMON Y CAJAL et CL. SALA. Emprunté au *Journal de l'Anatomie*, 1894. — Pancréas du Hérisson par la méthode de GOLGI.

En haut, l'origine des voies d'excrétion *ca* est imprégnée avec les canalicules *cr* ; — en bas, c'est le plexus périacineux *pl*, avec cellule ganglionnaire interstitielle *ci* ; — *ri*, ramuscules intra-épithéliaux.

Aussi, dès 1894 (*b*), nous en recommandons une plus simple, qui en contrôle fort heureusement les résultats. C'est la fixation à l'acide osmique (à 1, 2 ou 10 p. 100) de petits fragments d'un pancréas en digestion. Le contenu de la lumière et de ses canalicules radiés se teignant en brun foncé, on obtient des images absolument analogues à celles que donne la méthode de Golgi, quoique plus pâles (*fig. 19*, *1* et *2*).

Démonstration par l'acide osmique et les mélanges osmiés : coloration.

(1) Plus tard chez la Couleuvre (1902-*d*).

Le liquide de Flemming lui-même montre souvent les mêmes diverticules, mais vides, réservés en clair. Enfin, dès que nous avons essayé comme fixateur un mélange chromo-acéto-osmique plus fort (liq. A, 1895, liq. D, liq. J), nous avons pu colorer très vivement par la safranine, puis par le violet de gentiane, l'hématoxyline au fer, non seulement les grains de zymogène, mais le contenu des lumières (1895-*c*). W. Carlier (1896) a obtenu des résultats analogues après fixation au sublimé. Nous avons aussi employé avec succès le liquide de Bouin suivi de coloration à l'hématoxyline au fer (Wertheimer et Laguesse, 1901). Par ces procédés (1899-*b*), les *canalicules radiés* de Langerhans apparaissent seuls, soit sous la forme de simples massues, soit sous la forme un peu plus complexe en bouquet, décrite par Cajal et Sala. Quelquefois ils sont larges, « nettement piriformes, d'autres finement pédiculés, en balanciers de diptère, en raquettes, d'aucun courts et sessiles » (1899-*b*); largeur 1 1/2 à 3 μ, longueur 3 à 8 μ. « La coloration des massues et du suc contenu dans la lumière est toujours plus faible, souvent beaucoup plus faible que celle des grains de zymogène; ce contenu n'est évidemment pas le zymogène pur, mais dissous, transformé, fortement (1) dilué. » (1899-*b*.) Quelquefois on arrive à lui donner une teinte différente. Pour nous, chaque massue représente donc vraisemblablement une vacuole de sécrétion formée aux dépens d'un ou de plusieurs grains confluents, qu'est venu dissoudre un courant aqueux montant à travers la cellule à l'état diffus, ou sous forme de vacuoles claires (1899-*b*; W. et L. 1901).

Sont-ils inter- ou intra-cellulaires ?

A propos d'autres organes (estomac, glandes salivaires), des polémiques se sont élevées sur la position intra ou extra-cellulaire des « capillaires de sécrétion » (2). Zimmermann a donné un excellent repère. Dans la lumière de l'acinus comme dans celle du canal, on met en évidence par les colorants, au point d'affleurement des sommets cellulaires (centro-acineuses ou principales), un cadre plus coloré qui entoure ces sommets comme d'une fine baguette ; ce sont les *bandelettes obturantes* ou *baguettes limitantes* (*Schlussleisten* de Bonnet, 1895; *Kittleisten* d'abord de M. Heidenhain, 1892). Zimmermann (1898) les a particulièrement figurées dans le pancréas; nous

(1) Aujourd'hui, nous trouvons ce « fortement » un peu exagéré, en présence surtout de la dilution bien autrement considérable que subit le suc dans les canaux excréteurs.

(2) Golgi, Erik Muller, Langendorf et Laserstein, W. Krause, Zimmermann, etc. Voyez le dernier (1898) et Krause.

les avons signalées plusieurs fois depuis, chez les Ophidiens notamment (1).

Zimmermann a montré que la présence ou l'absence de ces baguettes pouvait servir à reconnaître dans une glande la position exacte des capillaires de sécrétion. Si, en effet, les bandelettes ou baguettes descendent (à la façon d'une ligne de soudure) jusqu'au fond du canalicule, qui se trouve alors constitué par deux demi-gouttières, c'est qu'il représente une simple invagination en doigt de gant de la lumière écartant les surfaces de séparation de deux cellules voisines (2) : il est intercellulaire. Si les baguettes manquent, c'est que l'invagination de la lumière s'est produite en plein protoplasme cellulaire. Dans les glandes salivaires, nous trouvons, comme Zimmermann, de nombreux canalicules, profonds et bien calibrés, pourvus de bandelettes, donc intercellulaires (Laguesse et Jouvenel). Pourtant, vers leur extrémité déjà, ils peuvent présenter un ou plusieurs diverticules qui nous semblent quelquefois pénétrer en plein protoplasme et n'être qu'une vacuole ou une file de vacuoles de sécrétion en train de s'y ouvrir. Ce serait par conséquent une portion canaliculaire intra-cellulaire, mais transitoire. Dans le pancréas, les capillaires de sécrétion examinés à vide, c'est-à-dire montrant bien leurs bandelettes et tels que les figure Zimmermann, se voient bien surtout là où ils correspondent au centre d'une bosselure ou d'un lobe de la cavité sécrétante, et alors ils sont profonds. Ils se présentent comme des ramifications de la lumière, correspondant souvent à une lobation extérieure plus ou moins marquée de l'acinus. Les petits, au contraire, plus nombreux, sont (chez le Mouton par exemple) bien moins profonds que dans les salivaires, bien moins calibrés, souvent effacés. On ne les voit bien que pendant la période d'excrétion, et par les procédés dont nous venons de parler (liquides osmiques, méthode de Golgi), qui les montrent gonflés par cette sécrétion, très colorés, plus ou moins renflés en massue à l'extrémité. Mais par ces méthodes on ne voit plus les bandelettes; les canalicules paraissent bien plus nombreux, et semblent souvent s'enfoncer directement de la lumière centrale de l'acinus (ou d'un diverticule) dans le protoplasme apical des cellules sécrétantes.

On a donc sous les yeux, nous semble-t-il, deux choses différentes entre lesquelles il est difficile de tracer une limite précise : d'une part

Les deux paraissent coexister.

(1) Il nous est arrivé exceptionnellement, chez la Couleuvre, d'en obtenir l'imprégnation sous forme de traits brun noir excessivement fins, par la méthode de Golgi.

(2) Il peut y en avoir jusqu'à trois, quatre, cinq, et autant de baguettes longitudinales, autant de lignes de soudure tout le long du diverticule.

des canalicules intercellulaires, persistants, — d'autre part des canalicules intra-cellulaires ou massues terminales, simples émissaires temporaires (1) de la cellule, qui correspondent aux « diverticules ampullaires » de Ramon y Cajal et Sala, et qui ne sont, comme ils le pensaient déjà, que des sortes de vacuoles de sécrétion. Chez le Chien (Wertheimer et Laguesse, 1901), nous avons pu constater que les massues n'existent, abondantes et bien marquées, que dans les acini en voie d'excrétion manifeste, et dont la lumière centrale est remplie du produit de sécrétion. Von Ebner (1899) considère également les appendices canaliculaires pénétrants comme des « vacuoles de sécrétion » temporaires. Le rapprochement entre ces vacuoles et les canalicules intracellulaires est d'ailleurs admis d'une façon assez générale dans les cellules sécrétantes (Leydig, Kupffer, Prenant, 1904 : genèse du canal aux dépens d'une file de vacuoles de Leydig).

Ajoutons que chez l'Homme, comme l'a figuré Zimmermann, comme le figure encore Stœhr (1901), les canalicules *intercellulaires* sont exceptionnellement nombreux, précisément à cause du grand développement des centro-acineuses. Ils se frayent un chemin entre elles, se creusant en gouttière sur leurs faces, et, par leurs prolongements, celles-ci les conduisent parfois ainsi jusque sur les faces latérales des cellules principales; ailleurs, ils s'enfoncent directement entre ces dernières.

Le nombre et la forme des « capillaires de sécrétion », permanents ou temporaires, est très variable avec les espèces animales, comme le montrent les figures de Cajal et Sala. Aucun d'entre eux ne dépasse le niveau d'extension moyen de la zone des grains, c'est-à-dire le niveau du noyau ; ils sont le plus souvent beaucoup plus courts (2).

(1) Il nous semble qu'un de ces conduits, formés par la dissolution d'un grain ou d'un groupe de grains, peut servir pendant toute la durée de l'excrétion à la dissolution d'autres grains, et disparaître plus ou moins complètement ensuite.

(2) Pour Oppel (1900-*a*), il n'y a pas lieu de faire de distinction entre la lumière centrale et les capillaires de sécrétion. Ce sont deux parties d'un seul tout qu'il nomme « voie terminale » (*Endgang*). Les cadres que forme le réseau des bagnettes limitantes marquant la limite entre la face superficielle et les facettes latérales des cellules, les capillaires de sécrétion dans lesquels s'infléchissent ces cadres sont plutôt « épicellulaires » qu'intercellulaires. N'est-ce pas un peu trop subtil? Évidemment, il y a des transitions insensibles entre lumière centrale et capillaires de sécrétion, ceux-ci étant de simples rameaux collatéraux ou terminaux (bifurcation terminale parfois) de celle-là, et on peut concevoir l'ensemble, comme nous le faisons ici, comme une sorte d'appareil récepteur terminal constituant les dernières voies de l'excrétion. Mais pourtant, il existe bien des canalicules nettement situés entre les faces latérales des cellules, pénétrant par conséquent dans l'épaisseur de l'épithélium (sans compter les courts émissaires intracellulaires). Oppel, influencé vraisemblablement par la description de Zimmermann, complique encore les choses, en n'appelant lumière de la « voie terminale » que celle bordée directement par les cellules principales. Partout où il y a des centro-acineuses, leur tige représenterait encore un « canal intercalaire » (*Schaltstück*), partie intégrante du système excréteur. Nous ne voyons pas la nécessité de cette distinction, qui rendrait la description presque impossible, là surtout où les centro-acineuses sont disséminées.

Fentes intercellulaires.

Certains auteurs, SCHWALBE, LAWDOWSKI, PODWYSSOTSKI, ont décrit en outre sur les pièces fixées des *fentes intercellulaires*. On les voit en effet parfois, même après fixation par le liquide de Flemming, écarter au moins le sommet des cellules. Les deux premiers auteurs les considèrent comme remplies par un ciment intercellulaire, PODWYSSOTSKI par une substance intercellulaire liquide. Les fentes observées, surtout quand elles sont très marquées, sont vraisemblablement dues, avant tout, au retrait causé par les réactifs fixateurs, surtout après l'alcool, etc. Pourtant KÜHNE et LEA (1876, 1882) auraient constaté leur existence sur le Lapin vivant dans les culs-de-sac en voie d'épuisement; elles seraient, pour eux, remplies de lymphe capable de jouer un rôle dans la sécrétion. Il faudrait alors admettre que la cellule épuisée se rétracte, et cesse d'être en contact parfait avec les voisines. C'est une question délicate, à réserver encore. Dans le pancréas de la Grenouille, ZELLER (1878), injectant de l'indigosulfate de soude dans la circulation, a vu apparaître des lignes bleues séparant les cellules. Avec KUHNE et LEA, il admet que les fentes doivent appartenir au système lymphatique, et servir de voie au plasma nutritif destiné aux cellules sécrétantes. RENAUT (1899), qui croit pouvoir mettre en évidence par la nitratation un ciment intercellulaire, fait observer que cette constatation s'accorde fort bien avec les observations précédentes; car on peut admettre que ce ciment est très mou et que le carmin d'indigo peut y diffuser. Peut-être enfin doit-on admettre avec KOLOSSOW (1898) un écart, sans que les éléments cessent d'adhérer par des ponts d'union.

Comme l'ont signalé VON EBNER, BOLL, RENAUT, les traits brillants vus entre les cellules fixées sont souvent de simples prolongements des cellules centro-acineuses (d'un réseau conjonctif intra-alvéolaire, disaient-ils d'abord).

L'emploi de la méthode de Golgi nous a montré parfois les « fentes intercellulaires » imprégnées sous forme de cadres (1) formés de plans emboîtant les faces latérales des cellules, mais il semble que ce soit là simplement l'analogue d'une nitratation; cela prouve l'existence d'un plan de séparation net, mais non fatalement de fentes.

(1) Comparables aux coffres trapézoïdes sans sommet ni base qui servent à mouler les tas de pierres sur les routes.

(A suivre.)

ERRATA

Page 550 [8], figure (ligne 3); au lieu de : *réservée en clair ; — g, i. i, îlots de Langerhans,* — lisez : *réservée en clair, g ; — i, i, îlots de Langerhans.*

Page 552 [10], figure (ligne 3); — au lieu de : *à gauche,* — lisez : *à droite.*

Page 608 [66], en manchette, lisez: Recherches d'Heidenhain *sur les grains.*

Page 610 [68], ligne 11 ; — au lieu de : *ne conserve pas les graisses,* — lisez: *ne conserve pas les grains.*

Page 648 [106], ligne 30; lisez : paraissant *être* au contact du noyau.

Page 651 [109], ligne 7 ; — au lieu de *1884*, lisez : *1894.*

Page 666 [124], figure, ligne 3 ; — au lieu de *t* (*en 7*), lisez *t* (*en 1*).

Page 667 [125], manchette; lisez: *Dans les pièces fixées, par* l'hématoxyline au fer.

Page 670 [128], en manchette, ligne 1 ; — au lieu de: *disparaissent,* lisez: *apparaissent.*

Lyon. — Imp. A. Storck et Cie. 8, rue de la Méditerranée

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME I

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME I

Pages

PRÉFACE. I

FASCICULE 1. — Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs de l'appareil locomoteur (*Dispositifs nerveux kinesthésiques*). — Première partie : Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs des muscles striés squelettaux, par MM. Cl. Regaud et M. Favre. 1

FASCICULE 2. — Le myocarde, par MM. J. Renaut et J. Mollard . . 142

FASCICULE 3. — Les dispositifs anatomiques de la sensibilité cutanée : Sur les expansions nerveuses de la peau, par A. Ruffini. . . . 419

FASCICULE 4. — Le pancréas. — Première partie (La glande ancienne ou exocrine), par E Laguesse 543

RU 443

1/2/2
3/6/